

SÉRIE A. N° 1026

N° D'ORDRE

1862

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Paul BENOIT

CHEF DE TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER
SOUS-DIRECTEUR DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE CETTE

1^{re} THÈSE. — L'OVOGÉNÈSE ET LES PREMIERS STADES DU
DÉVELOPPEMENT CHEZ LA MYRIOTHÈLE ET CHEZ LA TUBULAIRE.

2^{de} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

26

Soutenues le *Juin 1925, devant la Commission d'examen.*

MM. DUBOSCQ *Président.*
JOLEAUD } *Assesseurs*
GUILLIERMOND }

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1925



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554011_0013

SÉRIE A. N° 1026

N° D'ORDRE

1862

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Paul BENOIT

CHEF DE TRAVAUX A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER
SOUS-DIRECTEUR DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE CETTE

1^{re} THÈSE. — L'OVOGÉNÈSE ET LES PREMIERS STADES DU
DÉVELOPPEMENT CHEZ LA MYRIOTHÈLE ET CHEZ LA TUBULAIRE.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Juin 1925, devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSQ	<i>Président.</i>
JOLEAUD	} <i>Assesseurs</i>
GUILLIERMOND	

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1925

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLARD, *Professeur*, Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires. } P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.



Professeurs

EMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
KÉNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER	Chimie organique.
JOANNIS	Chimie (Enseignement (P. C. N.))
JANET	Electrotechnique générale.
WALLERANT	Minéralogie.
ANDOYER	Astronomie.
P. LÉVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG	Géologie.
H. LE CHATELIER	Chimie générale
Gabriel BERTRAND . . .	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
CAULLERY	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
G. URBAIN	Chimie minérale.
Emile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN	Chimie physique.
ABRAHAM	Physique.
CARTAN	Mécanique rationnelle.
LAPIQUE	Physiologie.
GENTIL	Géographie physique.
VESSIOT	Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON	Physique générale.
DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY	Physique.
Charles PÉREZ	Zoologie.
LEDUC	Physique théorique et physique céleste.
Léon BERTRAND	Géologie appliquée et géologie régionale.
DANGEARD	Botanique.
LESPIEAU	Théories chimiques.
RABAUD	Biologie expérimentale.
PORTIER	Physiologie comparée.
MAURAIN	Physique du globe.
MONTEL	Mathématiques générales.
WINTREBERT	Anatomie et histologie comparées.
DUBOSCQ	Biologie maritime.
N...	Géométrie supérieure.

Professeurs adjoints . .

HÉROUARD	Zoologie.
Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement (P. C. N.)).
SAGNAC	Physique théorique et physique céleste.
BLAISE	Chimie organique.
PÉCHARD	Chimie (Enseignement (P. C. N.)).
AUGER	Chimie analytique.
M. GUICHARD	Chimie minérale.
GUILLET	Physique.
JULIA	Mathématiques générales.
MAUGUIN	Minéralogie.
BLARINGHEM	Botanique.
MICHEL-LÉVY	Pétrographie.

Secrétaire Daniel TOMBECK.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — Les Brachiopodes fossiles. Evolution morphologique et répartition stratigraphique.

Botanique. — La sexualité des Basidiomycètes.

Vu et approuvé.

Paris, le 6 Novembre 1924.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
MOLLIARD

Vu et permis d'imprimer

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS.
PAUL APPELL

A Monsieur le Professeur O. DUBOSCQ,
Professeur de Biologie maritime à la Faculté des Sciences de *Paris*,
Directeur du Laboratoire ARAGO, à *Banyuls-sur-Mer*.

Hommage de respectueuse gratitude.

AVANT-PROPOS

En présentant comme Thèse de Doctorat ès sciences naturelles, une partie des recherches que j'ai entreprises, depuis de longues années, sur la formation et le développement de l'œuf, dans le groupe si étudié et encore si peu connu des Hydraires, je tiens à adresser ici l'expression de ma plus profonde reconnaissance :

A M. le Professeur O. DUBOSCQ qui a bien voulu accepter de juger ce travail et d'en présider la soutenance.

C'est grâce à ses précieux conseils et à sa sollicitude éclairée de tous les instants, que j'ai pu m'orienter dans l'interprétation de faits nouveaux et mener à bonne fin un travail de longue haleine.

A M. le Professeur BRACHET, de l'Université de *Bruxelles*.

A M. le Professeur JULIN, de l'Université de *Liège* et à M. le Professeur CANTACUZÈNE, de l'Université de *Bucarest*, qui ont bien voulu examiner longuement mes préparations et me donner de précieux encouragements, me permettant ainsi d'avoir l'avis vivement désiré de savants qui font autorité en la matière.

A M. le Recteur honoraire BATAILLON, mon nouveau directeur de Laboratoire, qui, à peine arrivé, a mis gracieusement à ma disposition sa vaste documentation sur les publications les plus récentes des œufs géants dans la série animale.

A M. CHARLES PÉREZ, Professeur à la *Sorbonne*, qui m'a donné la bienveillante autorisation de séjourner à deux reprises au Laboratoire de *Roscoff* pour y recueillir un précieux matériel d'étude.

A M. le Professeur ALBERT SOULIER, du Laboratoire de Zoologie de *Montpellier* dont les encouragements constants m'ont facilité l'achève-

ment d'un travail resté pendant longtemps sur le chantier, faute d'activité désirable.

Enfin, je prie M. G. PRUVOT, Professeur honoraire à la *Sorbonne*, et M. le Professeur RACOVITZA, de l'Université de Cluj, d'agréer l'assurance de ma respectueuse reconnaissance pour leur généreuse et cordiale hospitalité au Laboratoire de *Banyuls-sur-Mer* et surtout pour avoir bien voulu accueillir ce modeste travail, malgré sa longueur relative et son illustration aujourd'hui très coûteuse, dans leurs Archives de Zoologie expérimentale, si justement réputées.

L'OVOGÉNÈSE

ET LES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT

CHEZ LA MYRIOTHÈLE ET CHEZ LA TUBULAIRE

PAR

PAUL BENOIT

Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier.
Sous-Directeur de la Station zoologique de Cette.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.	Pages
§ I. Plan et but de ce travail (p. 87). — § II. Matériel et technique.....	89
PREMIÈRE PARTIE	
CHAPITRE PREMIER. <i>Historique général</i>	92
§ I. Origine des produits sexuels chez les Hydraires (p. 92). — § II. Formation de l'œuf et pseudocellules (p. 101). — § III. Maturation de l'œuf (p. 104). — § IV. Fécondation de l'œuf et Polyspermie (p. 107). — § V. Hermaphrodisme.....	111
DEUXIÈME PARTIE : LA MYRIOTHÈLE	
CHAP. II. <i>Historique</i>	112
CHAP. III. <i>Morphologie externe</i>	114
CHAP. IV. <i>Les premiers stades du développement</i>	118
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 118). — a) Formation du gonophore mâle (p. 125); b) Formation du gonophore femelle (p. 131). — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 134). — § III. <i>Conclusion</i>	138
CHAP. V. <i>Formation de l'œuf</i>	140
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 140). — a) Premier mode de formation de l'œuf. Structure du noyau. Disparition de la tache germinative (p. 141); b) deuxième mode de formation de l'œuf (p. 143). — § II. <i>Les pseudocellules</i> (p. 146). — § III. <i>Historique et critique</i> (p. 148). — § IV. <i>Conclusion</i>	154
CHAP. VI. <i>Maturation de l'œuf</i>	155
§ I. <i>Généralités</i> (p. 155). — § II. <i>Formation du premier globule polaire</i> (p. 156). — Morphologie du noyau en prématuration. Digestion de la membrane nucléaire. Origine du centrosome. Origine du fuseau. Première mitose de maturation. Expulsion du premier globule polaire. — § III. <i>Formation du deuxième globule polaire</i> (p. 159). — Reconstitution du noyau par vésicules en nombre égal à celui des chromosomes. Structure du deuxième fuseau de maturation. Division du premier globule polaire. Réduction chromatique. — § IV. <i>Conclusion</i>	160
CHAP. VII. <i>Fécondation de l'œuf</i>	161
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 161). — Œuf mûr. Son expulsion. Mise en liberté des spermatozoïdes. Moment précis de la pénétration du spermatozoïde. Auto-fécondation. Structure du pronucléus mâle. Structure du pronucléus femelle. — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 165). — § III. <i>Conclusion</i>	167
CHAP. VIII. <i>Développement de l'œuf</i>	168
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 168). — Premier fuseau de segmentation. Origine de ses centrosomes. Multiplication du noyau de segmentation non suivie de segmentation cytoplasmique. Apparition des claspers.	

bien après la fécondation. Stade morula. Formation de l'ectoderme et de l'endoderme. Stade planula. Formation de la mésogée. Formation de la cavité gastro-vasculaire. Tentacules provisoires. Tentacules définitifs. Formation du cône buccal et du cône de fixation postérieur. Mise en liberté de l'actinule. Différenciation du gonosome. — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 181). — § III. <i>Conclusion</i> .	182
CHAP. IX. <i>L'hermaphrodisme de la Myriothele</i> .	184
§ I. <i>Le gonophore hermaphrodite de la Myriothele</i> (p. 184). — 3 cas : a) 1 ^{er} cas. Le gonophore hermaphrodite très jeune (p. 186) ; b) 2 ^e cas. Le gonophore est rempli d'ovocytes égaux (p. 187) ; c) 3 ^e cas. Le gonophore est rempli d'ovocytes égaux, sauf un qui donne l'œuf définitif (p. 190). — § II. <i>Conclusion</i> .	193

TROISIÈME PARTIE : LA TUBULAIRE

CHAP. X. <i>Morphologie externe et interne</i> .	194
CHAP. XI. <i>Les premiers stades du développement</i> .	196
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 196). — a) Formation du gonophore mâle (p. 202) ; b) Formation du gonophore femelle (p. 204). — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 206). — § III. <i>Conclusion</i> .	210
CHAP. XII. <i>Formation de l'œuf normal</i> .	212
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 212). — Deux modes de formation : a) La cellule initiale est un ovocyte privilégié (p. 213) ; b) Formation de l'œuf par aires plasmodiales (p. 215). — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 217). — § III. <i>Conclusion</i> .	221
CHAP. XIII. <i>Maturation de l'œuf normal</i> .	223
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 223). — a) Formation du premier globule polaire. Cytologie du noyau en prématuration. Digestion de la membrane nucléaire. Première mitose de maturation. Expulsion du premier globule polaire (p. 223) ; b) Formation du deuxième globule polaire. Structure du deuxième fuseau de maturation. Expulsion du deuxième globule polaire. Réduction chromatique (p. 225). — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 226). — § III. <i>Conclusion</i> .	228
CHAP. XIV. <i>Fécondation de l'œuf normal</i> .	229
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 229). — Structure de l'œuf mûr. Expulsion de l'œuf mûr. Expulsion des spermatozoïdes. Moment précis de la pénétration du spermatozoïde en un point quelconque de l'œuf. Rotation du spermatozoïde. Structure du pronucléus mâle. Structure du pronucléus femelle. Premier noyau de segmentation. — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 232). — § III. <i>Conclusion</i> .	234
CHAP. XV. <i>Développement de l'œuf normal</i> .	234
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 234). — Formation du premier fuseau de segmentation. Deux modes de segmentation de l'œuf. 1 ^{er} mode : la Karyokinèse suivie immédiatement de cytodièrese. Stade planula. Formation de la mésogée. Formation de la cavité gastro-vasculaire. Couronne équatoriale tentaculaire. Stade actinula, sa fixation. — § II. <i>Historique et critique</i> (p. 240). — § III. <i>Conclusion</i> .	242
CHAP. XVI. <i>L'œuf géant de la Tubulaire</i> .	244
Deux modes de formation : a) La cellule initiale est un ovocyte privilégié (p. 245) ; b) Formation de l'œuf par aires plasmodiales (p. 246). Formation des œufs secondaires.	247
CHAP. XVII. <i>Maturation de l'œuf secondaire</i> .	247
§ I. <i>Recherches personnelles</i> (p. 247) ; a) Expulsion du premier globule polaire (p. 251) : 1 ^o du noyau normal de l'œuf ; 2 ^o des noyaux secondaires périphériques ; 3 ^o Des noyaux secondaires centraux ; b) Expulsion du deuxième globule polaire (p. 254) ; 1 ^o du noyau normal de l'œuf ; 2 ^o des noyaux secondaires périphériques ; 3 ^o des noyaux secondaires centraux. — § II. <i>Fuseaux de maturation polycentriques</i> (p. 256) ; a) <i>Historique</i> (p. 256) ; b) <i>Opinion personnelle</i> (p. 257). — § III. <i>Expulsion de globules polaires par amitose</i> (p. 257). — Division directe du globule polaire expulsé en deux globules polaires secondaires. Expulsion probable d'un seul globule polaire par noyau.	257
CHAP. XVIII. <i>Fécondation de l'œuf secondaire</i> .	261
§ I. <i>Formation du pronucléus femelle polyénergide</i> (p. 261). — § II. <i>Formation du pronucléus mâle polyénergide</i> (p. 263). — § III. <i>La polyspermie chez la Tubulaire</i> (p. 265). — § IV. <i>Recherches personnelles</i> . Conditions favorables à la polyspermie. Pronucléus mâle monénergide et pronucléi mâles polyénergides. Loi de Brachet sur la fusion des pronucléi (p. 265). — § V. <i>Copulation des pronucléi mâles et femelles polyénergides</i> . Pénétration du pronucléus mâle à l'intérieur du pronucléus femelle. Fécondation multiple mono et polyénergide ou fécondation unique polyénergide. Un ou plusieurs noyaux de conjugaison (p. 270). — § VI. <i>Historique et critique</i> .	275
CHAP. XIX. <i>Développement de l'œuf secondaire polyspermique</i> .	276
Émigration des noyaux de conjugaison. Premières mitoses de segmentation multipolaires. Différentes structures du chromosome. Action des émanations du radium et des rayons X sur la chromatine. Un seul mode de segmentation : la karyokinèse des noyaux n'est pas suivie immédiatement de cytodièrese. Asters accessoires. Transformation des pseudocellules.	276
CHAP. XX. <i>Les œufs géants dans la série animale</i> .	288
§ I. <i>L'œuf géant de l'Ascaris megaloccephala</i> (p. 288). — § II. <i>L'œuf géant de l'Abraxas grossulariata</i> .	289

CHAP. XXI. <i>La Polyembryonie</i>	290
§ I. <i>Historique</i> . — Polyembryonie spécifique. Polyembryonie expérimentale. Blastotomie spontanée. Polyembryonie accidentelle. Polyembryonie des Tatous (p. 290). — § II. <i>Polyembryonie de la Tubulaire</i>	294
CHAP. XXII. <i>Comparaison entre les phénomènes montrés par les œufs de la Tubulaire et ceux des œufs de Mammifères dans l'atrésie</i>	298
§ I. <i>Historique</i> (p. 298). — § II. <i>Conclusion</i>	302
CHAP. XXIII. <i>Conclusions générales</i>	304
§ I. <i>Myriothèle</i> (p. 304). — § II. <i>Tubulaire</i>	306
<i>Index bibliographique</i>	311
<i>Explication des planches</i>	323

INTRODUCTION

§ I. — Plan et but de ce travail

Lorsque, sur l'instigation de mon ancien maître, le professeur Armand SABATIER, j'entrepris l'étude des Polypes Hydraires, je me bornais provisoirement à l'étude des premiers stades du développement, stades sur lesquels les opinions les plus contradictoires étaient émises et soutenues par des savants autorisés. Je ne fus pas long à m'apercevoir, que les divergences d'opinions sur la dérivation de la glande germinale du gonophore, à partir de l'un ou l'autre des deux feuilletts germinatifs primordiaux, étaient dues à ce qu'aucun des auteurs ne descendait jusqu'au vrai point de départ de l'ovaire ou du testicule, c'est-à-dire jusqu'à la *cellule originelle* d'où provient la glande génitale. Ce point présentait quelques difficultés, par suite de la rareté et des dimensions très réduites de ces stades, dans les colonies d'Hydraires très développées. Dans les colonies jeunes, qui se développent pendant la mauvaise saison, ces stades de dimensions aussi petites sont beaucoup moins rares, de sorte qu'il est relativement facile de les posséder, si les animaux sont fixés convenablement.

Lorsque l'œil de l'observateur est habitué à voir au microscope ces stades de début, il les distingue de plus en plus nettement sur les coupes de colonies adultes. C'est ainsi que chez la *Tubulaire*, le premier hydraire dont j'étudiais la formation du gonophore, on rencontre les stades les plus jeunes sur les *blastostyles*, à côté de gonophores entièrement développés, renfermant, soit des spermatozoïdes prêts à être mis en liberté, soit deux ou trois ou quatre générations d'œufs normaux.

Je fus ainsi, après avoir débrouillé l'origine du *noyau médusaire* ou *glockenkern* et de la masse germinale, appelé à étudier la formation de l'œuf et les premiers stades de la segmentation de la *Tubulaire*, décrits de façon contradictoire et souvent trop schématique par les auteurs. Ici encore, les descriptions étaient basées sur des dessins par trop simplifiés, ce qui, évidemment, correspondait à des préparations défectueuses.

Mais, en étudiant le développement de l'œuf *normal*, je fus frappé de rencontrer dans les gonophores, au lieu de quatre embryons à des stades très différents, quatre embryons au même stade deux à deux. Je fus ainsi amené à rechercher la formation des œufs donnant ces embryons de même âge et je découvris l'œuf *géant* de la *Tubulaire*, se découpant au moyen d'un ou deux sillons radiaires, en deux ou trois œufs *secondaires* : c'était de la polyembryonie très spéciale.

Dans les œufs *secondaires*, je constatai toujours des phénomènes de polyspermie naturelle, avec formation de faisceaux de spermatozoïdes devenant pronucléus mâles polyénergides. Dans l'œuf complètement développé, mais non mûr se montraient : le noyau normal de l'œuf, plus un certain nombre de noyaux non dégénérés provenant des ovocytes englobés. Devais-je considérer ces noyaux d'ovocytes non dégénérés comme noyaux multiples de l'œuf ? La réponse à cette question était affirmative, par suite de la découverte dans un même œuf de nombreux fuseaux de maturation disséminés, soit à la périphérie, soit au centre de l'œuf. Ces noyaux multiples de l'œuf faisaient synchroniquement leur réduction chromatique et les pronucléi femelles formés se fusionnaient en plusieurs pronucléi femelles mono et polyénergides.

De la sorte, dans l'œuf *secondaire* mûr, se trouvaient en présence : des pronucléi mâles mono et polyénergides, des pronucléi femelles mono et polyénergides, donnant des fécondations multiples mono et polyénergides. La succession des stades de segmentation montrait un développement normal et la formation d'un embryon arrivant au stade adulte. Le cycle de l'œuf *géant* de la *Tubulaire* était complet.

Je pensais que chez tous les Hydraires à œufs volumineux, comme ceux de la *Tubulaire*, je pourrais trouver de la polyspermie. Dans ce but je m'adressais à la *Myriothele*, dont les œufs sont encore plus gros. L'étude de la formation du *module médusaire* montra les stades absolument semblables rencontrés chez la *Tubulaire*, mais en nombre beaucoup plus

considérable. L'endoderme était aussi le feuillet primordial donnant naissance aux éléments génitaux.

Mais, l'opinion de KOROTNEFF sur le développement embryonnaire de l'œuf de la *Myriothèle*, caractérisé, d'après lui, par l'absence complète de segmentation, soit directe, soit indirecte, m'avait frappé. J'élevais, à la suite de METSCHNIKOFF, des doutes sur une pareille possibilité. D'autre part, l'opinion de LABBÉ (1899), déclarant impossible de ramener le mode de formation de l'œuf de la *Tubulaire* et de la *Myriothèle* au cycle de l'ovogénèse des Métazoaires, me déterminèrent aussitôt à chercher les stades de maturation et de fécondation, non encore décrits, chez la *Myriothèle*. Malgré la confection et l'étude de très nombreuses coupes, je ne pus observer pendant longtemps l'expulsion des globules polaires et la fécondation. Cette absence persistante d'images de fuseaux polaires me fit supposer que la maturation et la fécondation chez la *Myriothèle* devaient s'opérer la nuit. En effet, la seule prise de matériel, fixé sur place, que je fis à Roscoff à la marée du 19 décembre 1922, me donna les stades qui me manquaient, c'est-à-dire les stades de maturation, de fécondation et des premières segmentations du noyau de l'œuf. Ainsi, je démontrerais, contrairement à l'opinion de KOROTNEFF, que le noyau de l'œuf de la *Myriothèle* se divise par mitose, comme c'est le cas général chez les animaux, et aussi, contrairement à l'opinion de LABBÉ, que l'œuf de la *Tubulaire* et celui de la *Myriothèle* rentrent dans le cycle de l'ovogénèse des Métazoaires. Mais, de la polyspermie, il m'a été impossible d'en observer un seul cas chez la *Myriothèle*.

§ II. — Matériel et Technique *

Toutes les *Tubulaires* que j'ai étudiées appartiennent à l'espèce *Tubularia mesembryanthemum* Allm. et ont été récoltées à Cette. Les *Myriothèles* appartiennent à l'espèce *Myriothela Cocksii* Vigurs, elles m'ont été envoyées par le laboratoire de Roscoff, ou ont été récoltées sur place, par moi, près de l'île *Ti-sao-son*, lors de mes deux séjours au laboratoire.

J'ai fait la fixation par la plupart des liquides employés en histologie, cependant ce sont les fixateurs suivants qui m'ont donné les meilleurs résultats :

Le liquide de Flemming fort (fixateur chromo-acéto-osmique),

Le liquide de Bouin-Duboscq (formol picro-acétique alcoolique),

Le sublimé acétique, le liquide de Lindsay-Johnston dont la formule est :

Bichromate de potasse à 2,50 0/0.....	70 parties
Acide osmique à 2 0/0.....	10 —
Chlorure de platine à 1 0/0.....	15 —
Acide acétique ou formique	5 —

Enfin le fixateur de Hollande, qui n'est autre chose que le fixateur de BOUIN dans lequel l'addition d'acétate neutre de cuivre permet une dissolution beaucoup plus forte d'acide picrique.

Les Hydraires contenant une proportion d'eau très grande dans leurs tissus, il est nécessaire, dans la déshydratation, de passer insensiblement d'un alcool à l'alcool supérieur et d'éviter totalement le passage des pièces dans l'alcool absolu, qui est trop brutal. Pour cela, je fais passer les pièces à déshydrater de l'alcool à 95° dans l'alcool à 97°, puis je les plonge dans le chloroforme, l'acétone, le sulfure de carbone ou l'essence de bergamote, qui supportent une certaine quantité d'eau, sans se troubler.

L'inclusion doit être aussi rapide que possible et ne doit pas durer plus de deux heures au maximum dans la paraffine à 40° et dix minutes dans la paraffine à 50°. Il y a grand intérêt à confectionner les coupes immédiatement après et à les colorer au plus tôt. Au lieu de fixer les animaux en entier, j'ai souvent, au microscope binoculaire, choisi les gonophores contenant le stade approximatif des œufs que je désirais, puis fixé seulement ces œufs. Leur manipulation à travers tous les liquides successifs, jusqu'à l'inclusion comprise, est beaucoup plus délicate. Il ne faut pas songer à les changer un à un, soit avec une aiguille, soit avec des pinces, car on les abîme. Il faut alors les placer dans un tube à section inférieure ronde ou carrée (tube de Caullery), de dimensions déterminées. On fixe, à la partie inférieure de ce tube, un morceau d'étoffe de soie à trame serrée, qui arrête les œufs ; on peut ainsi, très facilement, passer par tous les alcools, l'essence et les paraffines. On n'a plus qu'à boucher supérieurement le tube, avant de le sortir de la paraffine à 50° et on le plonge rapidement dans l'eau froide, où la paraffine se solidifie. Enfin, on chauffe légèrement le tube, pour faire sortir le bloc, que l'on reçoit dans l'eau.

Les coupes sont quelquefois difficiles à obtenir en séries ininterrompues

(ce qui est absolument nécessaire, pour les phénomènes cytologiques de la maturation ou de la fécondation), par suite de la présence presque constante, sur les *Tubulaires* ou les *Myriothèles*, de *Diatomées* nombreuses, dont la coque silicieuse produit sur le rasoir de fines brèches qui déchirent les coupes. C'est pourquoi j'ai employé quelquefois, l'inclusion double : collodion-paraffine. Cependant, étant donné le nombre de coupes en série nécessaires, pour l'étude cytologique de l'œuf de ces animaux et la présence des *Diatomées* surtout sur l'*hydrocaule*, j'ai le plus souvent fait l'inclusion à la paraffine.

J'ai utilisé, pour la coloration des coupes, les diverses teintures employées en cytologie ; d'abord la coloration par l'hématoxyline d'Ehrlich-éosine et orange, la safranine-lichtgrün de Benda et le carmin boracique-indigo carmin picrique de Ramon y Cajal.

J'ai aussi employé avec succès la coloration de MANN (bleu de méthyle-éosine avec différenciation à l'alcool absolu potassique), la coloration de Morel et Dalous au Crésyl bleu-rubine-orange et enfin la double coloration rouge magenta-picro-indigo-carmin (malgré que cette dernière coloration pâlit beaucoup en vieillissant). Mais la coloration qui m'a donné les plus beaux résultats (et surtout les plus démonstratifs), c'est la coloration à l'hématoxyline au fer de Heidenhain, seule ou suivie de la double coloration de Prenant (hématoxyline, éosine, vert lumière). J'ai pu obtenir une différenciation parfaite de la façon suivante : je mordance les coupes dans l'alun de fer ammoniacal à 3 p. 100 pendant douze heures, puis après lavage très rapide dans l'eau distillée, je mets les lames pendant douze heures dans la solution d'hématoxyline. Au sortir de ce bain, lavage à l'eau courante une heure, puis différenciation dans l'alun à 1 p. 100 pendant vingt-quatre heures. Les coupes deviennent presque incolores. Je recommence alors le mordantage dans l'alun de fer et d'ammoniaque à 3 p. 100 douze heures, lavage très rapide à l'eau distillée, coloration à l'hématoxyline douze heures, lavage à l'eau courante une heure. La différenciation, suivie maintenant au microscope, sera arrêtée au moment voulu. J'ai obtenu par cette nouvelle méthode, d'excellentes différenciations.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE GÉNÉRAL

Les Hydraires constituent par le nombre et la variété de leurs formes la classe la plus importante de l'embranchement des Coelentérés. C'est pourquoi je diviserai l'étude de leur historique général, qui fera l'objet de ce chapitre, en cinq paragraphes ayant pour titres :

- 1° *Origine des produits sexuels.*
- 2° *Formation de l'œuf et pseudocellules.*
- 3° *Maturation de l'œuf.*
- 4° *Fécondation de l'œuf et polyspermie.*
- 5° *Hermaphrodisme.*

Je négligerai intentionnellement dans ce chapitre tout ce qui concerne le développement de l'œuf chez les Hydraires ; je mentionnerai simplement tout ce qui intéresse la *Myriothèle* et la *Tubulaire*, ces questions devant être traitées longuement dans la deuxième et la troisième parties de cet ouvrage.

§ I. — Origine des produits sexuels chez les hydraires

Un grand nombre d'observateurs se sont occupés de l'origine des produits sexuels chez les Hydraires et les opinions les plus diverses ont été émises sur ce sujet.

DUJARDIN (F.) (1845) voit bourgeonner sur un petit hydraire du genre *Stauridium*, de petites méduses qu'il appelle *Cladonema*. Celles-ci, mises en liberté, présentent dans leur endoderme gastrique une vingtaine d'œufs ronds, rougeâtres, de 100 μ de diamètre. Ces œufs, mis en liberté et fécondés, donnent naissance à de jeunes *Stauridium*. Ainsi, les produits génitaux femelles sont d'origine endodermique.

HUXLEY (T. H.) (1851), dans un premier travail, sans être affirmatif

penche pour l'origine endodermique des produits sexuels chez les Hydraïres, puisqu'il dit que l'endoderme « paraît être plus intimement affecté aux fonctions de nutrition et de génération ».

KROHN (1853) complète et confirme les résultats de DUJARDIN sur la méduse *Cladonema* et son hydraire *Stauridium*.

GOSSE (1853) chez la méduse *Turris neglecta*, voit les œufs prendre naissance aux dépens de l'endoderme du manubrium. Ces œufs fécondés donnent des planules ciliées qui, mises en liberté, se fixent pour donner naissance à un hydraire possédant les caractères du genre *Clava*.

HUXLEY (T. H.) (1858) qui penchait dans son premier travail, pour l'origine endodermique des produits sexuels, leur attribue maintenant une origine franchement ectodermique.

AGASSIZ (A.) (1860-62) observe le développement du gonophore chez *Tubularia Couthouyi*, *Parypha crocea*, *Thamocnidia spectabilis* et considère le *glockenkern* ectodermique, comme la masse germinative qui donne les cellules génitales.

KEFERSTEIN (W.) et EHLERS (E.) (1861) sont du même avis que HUXLEY.

HOECKEL (E.) (1864), dans ses belles recherches sur les méduses *Géryonides*, conclut que les œufs et les spermatozoïdes proviennent de l'endoderme. KÖLLIKER (A.) (1865) partage son avis.

ALLMAN (G.-J.) (1871) constate que, chez quelques espèces d'Hydraïres, les produits génitaux sont d'origine endodermique, l'ectoderme formant seulement les parois du sac qui les renferme jusqu'à leur développement complet. D'après ALLMAN, chez la grande majorité des Hydraïres, les produits génitaux prennent naissance dans les parois du futur manubrium, entre l'ectoderme et l'endoderme, de sorte que la masse génitale, augmentant beaucoup de volume et refoulant de plus en plus les deux feuillets primordiaux, il n'est pas toujours facile de dire si les produits génitaux ont leur origine dans l'endoderme ou dans l'ectoderme. Chez *Sertularia pumila*, les œufs se forment dans les parois du *blastostyle*, là où se forment les gonophores, de sorte qu'ils sont naturellement inclus, entre l'ectoderme et l'endoderme du *manubrium*, c'est-à-dire à leur place normale.

SCHULZE (F. E.) (1871) observe des œufs dans l'ectoderme du cœnosarc de *Cordylophora lacustris*, *Syncoryne Sarsii* et *Sarsia tubulosa*.

KLEINENBERG (1872), dans son beau travail sur l'*Hydre*, voit les éléments reproducteurs se former aux dépens de l'ectoderme.

ED. VAN BENEDEN (1874), après avoir étudié *Hydractinia echinata*

et *Clava squamata* conclut que les œufs proviennent toujours de l'endoderme, tandis que les spermatozoïdes proviennent de l'ectoderme. Chez *Hydractinia*, les ovules primordiaux apparaissent dans l'endoderme de la région où les sporosacs se formeront par simple évagination ; de sorte qu'à ce moment ils sont refoulés contre la *mésoglée*. Les spermatozoïdes prennent naissance aux dépens d'un bourgeon ectodermique en croissant qui refoule l'endoderme du sporosac, devient libre et se trouve complètement entouré par lui.

GROBBEN (1875) chez *Podocoryne carnea* attribue une origine ectodermique aux éléments sexuels.

ALLMAN (1875) pense que les œufs de *Myriothela phrygia* se forment aux dépens de l'endoderme, mais ne nie pas la possibilité de leur développement aux dépens de l'ectoderme.

KOCH (G. VON) (1876) partage complètement l'avis de VAN BENEDEN, au sujet de l'origine des éléments reproducteurs et la spécificité des feuillets.

KOROTNEFF (1876), chez l'*Hydre* et chez la *Lucernaire*, donne l'endoderme comme lieu d'origine des éléments reproducteurs ; mais, à son avis l'origine des éléments reproducteurs dans l'ectoderme ou dans l'endoderme est sans importance. Il cherche à concilier les opinions divergentes émises et alors, pour lui, les éléments reproducteurs mâles et femelles proviennent du *mésoderme*, celui-ci étant formé par la couche sub-épithéliale, les éléments sexuels et la *mésoglée*. Il est, dès lors, indifférent que les éléments sexuels se trouvent à l'extérieur ou à l'intérieur de la *mésoglée*.

CLAUS (1877) dans son étude sur les *Acalèphes*, dit qu'œufs et spermatozoïdes sont d'origine endodermique.

Les frères HERTWIG (1878), chez un grand nombre de méduses, constatent l'origine ectodermique des éléments reproducteurs.

CIAMICIAN (1878-79), chez *Tubularia mesembryanthemum*, partage l'opinion des frères HERTWIG.

BERGH (1879) chez *Gonothyrea Loveni*, est d'avis que les œufs proviennent de l'endoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme.

KOROTNEFF (1880), dans son travail sur *Myriothela phrygia*, conclut avec « certitude absolue » que les produits génitaux sont d'origine endodermique.

MEREJKOWSKY (1880) est du même avis pour l'œuf de la méduse *Eucope* dont il étudie le développement.

FRAIPONT (1880) après avoir étudié *Campanularia angulata* et *C. flexuosa*, étend ses conclusions à toute la famille des *Campanularides*, en disant que les œufs proviennent de l'endoderme et les spermatozoïdes de l'ectoderme. Ayant remarqué la présence d'œufs, non seulement dans l'endoderme du gonange, mais encore dans le cœnosarc où ils n'arrivent jamais à maturité, il en conclut que la sexualité n'est pas exclusivement dévolue à un point déterminé de l'endoderme, mais comporte tout le feuillet endodermique.

GÖTTE (A.) (1880) décrit une nouvelle espèce *Hydrella ovipara*, dans laquelle les œufs se forment aux dépens des cellules endodermiques de la tige et se développent sur place, au lieu d'être entraînés dans un gonophore.

WEISSMANN (A.) (1880) étudie l'origine des produits sexuels, chez plusieurs espèces d'Hydrides. Il conclut que les œufs proviennent toujours de l'endoderme, tandis que les spermatozoïdes proviennent, suivant les espèces, tantôt de l'ectoderme, tantôt de l'endoderme. Il reconnaît chez les Hydrides deux modes de formation des cellules sexuelles : 1^o la formation *blastogonique* ; 2^o la formation *cœnogonique*. Dans la formation blastogonique, les éléments sexuels prennent naissance dans un bourgeon sexuel : sporosac, gonophore ou méduse. Dans la formation cœnogonique, les ovules n'apparaissent pas dans les bourgeons sexuels, mais dans le tronc ou les rameaux de la colonie. Ils apparaissent avant le bourgeon et leur présence semble déterminer la formation des bourgeons sexués, car quand le cœnosarc ne renferme plus d'ovules, il ne se forme plus de bourgeons. Les éléments sexuels, qui proviennent de la transformation des cellules ectodermiques ou endodermiques, jouissent de la faculté de se mouvoir et émigrent dans l'intérieur du bourgeon, mais ne peuvent pas effectuer de longs trajets. La formation *cœnogonique* des ovules est plus répandue que celle des spermatozoïdes, qu'il n'a observée que dans le genre *Plumularia*.

DE VARENNE (A.) (1882) observe le développement des produits génitaux chez différents Hydrides. D'après lui, l'œuf provient d'une cellule endodermique différenciée du cœnosarc. Les différents œufs, d'abord éloignés les uns des autres, dans l'endoderme de la colonie, passent dans un bourgeon, d'abord simple cul-de-sac qui grandit et devient sporosac, gonophore ou méduse. Il en est de même pour les éléments mâles. Toutes les espèces observées par DE VARENNE sont *cœnogones*, mais il n'a pas la prétention de conclure qu'il n'y a pas d'espèces *blastogones*.

HAMANN (O.) (1882) décrit la formation des produits génitaux chez *Tubularia mesembryanthemum* et *Obélia*. Il les fait dériver de l'ectoderme par prolifération de ses cellules, qui forment d'abord une sphère pleine, entourée par l'endoderme. Il reconnaît *Gonothyrea Loveni* comme espèce *cœnogonique*, tandis que *Hydractinia echinata* et toutes les espèces de *Tubulaires* (*T. indivisa*, *T. coronata*, *T. mesembryanthemum*, *T. larynx*) sont *blastogoniques*.

JICKELI (C.-F.) (1883) soutient que, chez les Hydraires, les cellules génitales dérivent des cellules *insterstitielles* de l'ectoderme, puis passent dans l'endoderme en traversant la *mésoglée* et de là émigrent vers leur lieu de maturité, c'est-à-dire dans le *glockenkern*.

THALWITZ (J.) (1885) étudie la formation des cellules génitales mâles chez *Campanularia flexuosa*, *Opercularella lacerata*, *Pennaria Cavolinii*, *Clava squamata*, *Tubularia mesembryanthemum*, *Podocoryne carnea*, *Sertularella polyzonias*, *Plumularia echinulata*, *Gonothyrea Loveni*, *Cladocoryne floccosa*, *Eudendrium capillare*, *Hydractinia échinata*. Chez toutes ces espèces, les cellules génitales mâles se forment aux dépens de l'ectoderme.

TICHOMIROFF (1887) est d'avis que le *glockenkern* est de nature ectodermique, mais les cellules génitales sont formées par l'endoderme. Pour lui, la cavité endodermique primitive du bourgeon le plus jeune se divise en deux moitiés : une supérieure formée de cellules cubiques, l'autre inférieure formée de celles cylindriques. La moitié supérieure, c'est la *zone germinative* qui s'épaissira dans la région de l'invagination ectodermique, fera saillie en tumeur dans la cavité gastrique, mais peu à peu ses cellules émigreront dans l'invagination ou *glockenkern*.

KOROTNEFF (A. DE) (1888) revient sur l'étude de *Myriothela phrygia* et change complètement d'avis, sur la provenance des éléments génitaux, qu'il dit être formés par l'ectoderme.

BRAUER (A.) (1891) étudie, dans un premier travail, le développement de l'*Hydre* et dans un autre mémoire la formation des produits génitaux et le développement de *Tubularia mesembryanthemum*. Il admet que les produits sexuels de la *Tubulaire*, proviennent de cellules *insterstitielles* de l'ectoderme du pédoncule du bourgeon du gonophore. Ces produits sexuels passent près des lieux originaires du gonophore, dans l'endoderme et de là émigrent vers les lieux de maturité, c'est-à-dire vers le *glockenkern*.

HARDY (W.-B.) (1891) chez *Myriothela Phrygia*, reconnaît la partie

profonde de l'ectoderme, comme lieu de formation des cellules génitales primitives.

LABBÉ (A.) (1899), dans son étude sur les genres *Myriothela* et *Tubularia*, prétend que l'origine des produits sexuels et de la formation du gonophore est très bien connue et ne s'occupe que de la formation de l'œuf.

WULFERT (1902), chez *Gonothyrea Loveni*, observe de très bonne heure (*stade planula*) l'émigration des jeunes cellules sexuelles primitives, qui prennent naissance aux dépens des cellules *interstitielles* de l'ectoderme.

SCHNEIDER (K.) (1902) chez *Tubularia mesembryanthemum*, voit le *glockenkern* se former aux dépens de l'ectoderme, mais ce *glockenkern* ne donne pas naissance aux cellules génitales. Celles-ci proviennent de l'ectoderme du pédoncule du gonophore, puis émigrent, par des chemins différents, dans l'intérieur du gonophore, où elles se différencient bientôt, en cellules formant l'œuf et en cellules vitellines ou auxocytes, qui servent à l'accroissement de l'œuf.

HARGITT (CH.-W.) (1904), observe le développement des *Hydroméduses*. Il conclut que les cellules génitales n'appartiennent à aucun feuillet blastodermique spécial, puisque chez *Tubularia mesembryanthemum*, par exemple, les cellules génitales mâles et femelles se trouvent aussi bien dans l'ectoderme du bourgeon du gonophore que dans l'ectoderme et l'endoderme du spadice.

DOWNING (1905), dans sa spermatogénèse de l'Hydre, essaie de prouver que, chez un animal aussi simple que l'*Hydre*, le processus de la spermatogénèse revêt également une grande simplicité. Les *spermatogonies* ne proviennent pas de l'ectoderme, mais de cellules *instertitielles*. Un *spermarium* se forme sur certains points par mitoses, sans apport de cellules extérieures voisines. Il y a accroissement des produits de division et des divisions nouvelles, qui aboutissent finalement à ce résultat que les jeunes cellules formées ne s'accroissent plus à la taille des cellules *instertitielles*, mais restent de demi-grosueur.

TRINCI (C.) (1905) étudie les transformations qui se produisent dans l'*ovocyte* de *Phialium variabile* et *Tiarella parthenopœa* pendant la période de croissance. A son avis, les cellules génitales n'appartiennent à aucun feuillet déterminé car le passage de cellules somatiques en cellules génitales n'est jamais bien établi. Au début de la formation des cellules génitales, leur position peut différer, suivant les espèces et même chez la même espèce, soit dans l'ectoderme, soit dans l'endoderme.

GOETTE (A.) (1907), après avoir étudié l'origine des produits sexuels chez un grand nombre d'Hydrides (14 espèces d'*Athecata* et 21 espèces de *Thecaphora*), s'élève contre la théorie de WEISSMANN, d'après laquelle ce sont des générations de cellules déterminées, qui se transforment en cellules génitales ; or la transformation commence, dans une cellule épithéliale, non encore divisée ; on ne peut donc pas parler de cellules germinatives originelles. Le lieu même du germe pour l'espèce n'est pas fixé ; il peut être, chez les deux sexes de la même espèce, différent et dans le même sexe, le lieu germinatif peut être, dans l'un ou dans l'autre des deux feuillets. Les cellules germinatives ne sont donc pas déterminées, mais peuvent provenir de cellules différenciées de l'ectoderme ou de l'endoderme, dans des endroits très différents de la tige. Il devient, par conséquent, inutile de supposer une *émigration* ou de parler d'un *instinct* de cellules germinatives, puisqu'il s'agit simplement d'un *déplacement* centrifuge, d'ailleurs très irrégulier, qui s'opère des lieux germinatifs vers les *gonanthes*, correspondant à la *cœnogonie* de WEISSMAN. Ensuite la *blastogonie* apparaît secondairement, par suite de la formation de bourgeons sexuels, à la place occupée par les lieux germinatifs. Le mode *cœnogone* est donc un degré préliminaire, qui régresse, pour faire place au mode *blastogone*.

MULLER (H.) (1908) examine la formation de l'œuf chez les *Anthoméduces* libres (*Cladonema radiatum*, *Eleuthéria dichotoma*, *Steenstrupia galanthus*, *Margelopsis Heckeli*, *Hybocodon prolifera*, *Ectopleura Dumortieri*, *Euphysora Bigelowi*). La provenance des cellules germinatives est sûrement ectodermique. Il n'observe pas de migration des cellules germinatives de l'endoderme vers l'ectoderme. Dans les *gonades* de toutes les méduses qu'il a étudiées il n'a jamais observé de mitoses, ce qui, dit-il, donne lieu de croire à une multiplication germinative très brève.

KÜHN (A.) (1910) étudie la formation de bourgeons sexués chez les *Hydroméduses*. Chez *Coryne fruticosa*, il se montre dans la paroi du corps, sous la forme d'une multiplication active de cellules endodermiques indifférentes, appliquées contre la *mésoglée*, formant un amas, d'abord plein, puis creux. Chez *Cladocoryne* et chez *Syncoryne*, au contraire, le gonophore femelle prend naissance sous la forme d'une invagination ectodermique, dans laquelle apparaissent, soit les produits génitaux mâles, soit les produits génitaux femelles.

Chez *Gonothyrea* la formation du gonophore femelle se montre comme une invagination ectodermique, mais les cellules œufs se différencient

dans l'endoderme du pédoncule du *gonange*, puis passent dans le *gonange*, en partie par des mouvements amœboïdes, en partie passivement.

HADZI (J.) (1910) n'admet pas que, chez l'*Hydre*, le bourgeon soit formé par une évagination locale à laquelle prennent part l'ectoderme et l'endoderme de l'*Hydre mère*. Pour lui, il se multiplie un grand nombre de cellules *interstitielles* ectodermiques, à l'endroit où va se former le futur bourgeon. De ces cellules *interstitielles*, un certain nombre se glisse entre les cellules ectodermiques et en deviennent partie constituante, d'autres traversent la *mésoglée* et deviennent cellules musculo-nutritives. Ce sont ces dernières, qui donnent les tissus du nouveau bourgeon. Celui-ci peut donc être considéré comme d'origine *mésenchymateuse*.

DELSMANN (H. C.) (1911) décrit chez *Hydractinia echinata*, le *glockenkern* ectodermique, entouré par une lamelle de cellules endodermiques qui s'isole de l'endoderme de la paroi du bourgeon. Chez *Tubularia coronata* pas de lamelle endodermique, mais quatre bourrelets de cellules endodermiques, symétriquement disposés, qui finissent par se réunir par leurs bords. *Tubularia mesembryanthemum* montre le terme du passage pour cette formation, entre *Hydractinia echinata* et *T. coronata*.

PÉREZ (CH.) (1913) considère comme épuisé le problème morphologique qui consiste à interpréter chaque partie du gonophore par dérivation, à partir de l'un ou de l'autre des deux feuilletts fondamentaux du Cœlentéré.

APSTEIN (J.) (1913) étudie les *Leptoméduses* et conclut que les cellules œufs se différencient aussi bien dans l'ectoderme que dans l'endoderme, mais la situation définitive des cellules œufs, dans toutes les méduses qu'il a examinées, se trouve toujours entre les deux feuilletts primitifs, dans la *mésoglée*. En revanche, les cellules sexuelles mâles se trouvent toujours, dans toutes les méduses différenciées, dans l'ectoderme. La *mésoglée* jouerait donc un rôle très important, méconnu jusqu'à lui.

Chez *Octorchis* les cellules-œufs se différencient dans l'ectoderme, elles se placent par leur large surface sur la *mésoglée* à laquelle elles adhèrent, puis plus tard sont entourées par elle.

Chez les *Leptoméduses* qui ont un pédoncule stomacal (*Eutimum elephans*, *Saphenia* sp., *Halgicirrho* Schulzi, *Eutimeta levuca*), les cellules œufs se différencient dans l'ectoderme, mais passent plus tard dans l'endoderme et sont le plus souvent enveloppées par la *mésoglée*.

Chez les *Leptoméduses* sans pédoncule stomacal (*Laodice fijiana*,

Mitrocoma annae, *Euchilota maculata*, *Obelia*, *Phialidium*, *Octocanna funeraria*, les cellules œufs se différencient dans l'endoderme et quelquefois s'approchent, en plusieurs couches, de la *mésoglée* qui les entoure.

HARGITT (G.-T.) (1913) décrit l'ovogénèse de *Campanularia flexuosa*. Les œufs se forment, dans l'endoderme du pédicule du gonophore, par différenciation d'une cellule épithéliale. Il n'y a donc pas, à l'encontre de WEISSMANN, de distinction précoce à faire entre le *soma* et le *germen*.

En résumé, l'origine *ectodermique* des éléments sexuels mâles et femelles a été soutenue par AGASSIZ, KEFERSTEIN et EHLERS, SCHULZE, KLEINENBERG, GROBBEN, les frères HERTWIG, CIAMICIAN, HAMANN, JICKEL, BRAUER, HARDY, WULFERT, SCHNEIDER, GOETTE, MÜLLER, THALWITZ.

L'origine *endodermique* des éléments sexuels mâles et femelles a été soutenue par DUJARDIN, KROHN, GOSSE, KOECKEL, KÖLLIKER, ALLMAN, CLAUS, MEREJKOWSKY, DE VARENNE, TICHOMIROFF, HARGITT (G.-T.)

Certains auteurs comme HUXLEY et KOROTNEFF, partisans d'abord de l'origine *endodermique* des produits génitaux, leur reconnaissent plus tard une origine *ectodermique*. KOROTNEFF n'hésite même pas à inter-préter la couche sub-épithéliale et la *mésoglée* comme un *mésoderme*, qui forme les produits génitaux, conciliant ainsi les opinions divergentes.

D'autres auteurs, comme EDOUARD VAN BENEDEN, VON KOCH, BERGH, FRAIPONT, admettent que l'*endoderme* donne les œufs, tandis que l'*ectoderme* donne les spermatozoïdes.

Pour WEISSMANN, les œufs sont toujours d'origine endodermique, tandis que les spermatozoïdes peuvent être, soit d'origine ectodermique, soit d'origine endodermique.

Au contraire, pour APSTEIN, les spermatozoïdes sont toujours d'origine ectodermique, tandis que les œufs peuvent être, soit d'origine ectodermique, soit d'origine endodermique, mais toujours enfermés dans la *mésoglée*.

Enfin, pour HARGITT (CH.-W.), il n'y a pas de feuillet spécial, les œufs ou les spermatozoïdes pouvant être formés, soit par l'ectoderme, soit par l'endoderme.

Toutes les opinions sont donc soutenues.

§ II. — Formation de l'œuf et pseudocellules

L'œuf des Hydraires complètement développé se présente sous deux aspects très différents.

1^o Il peut être très volumineux, atteindre jusqu'à un millimètre de diamètre chez les *Gymnoblastes*, comme la *Myriothèle*.

Il provient, dans ce cas, de la fusion de nombreux ovocytes, dont les cytoplasmes s'additionnent et dont un noyau privilégié devient la *vésicule germinative* de l'œuf, les autres plus ou moins dégénérés constituent de nombreuses enclaves sphériques ou *pseudocellules*, qui seront le plus souvent de véritables réserves nutritives, pour le développement ultérieur.

2^o Il peut avoir une taille normale et être alors formé par un seul ovocyte qui, comme à l'ordinaire, grossit pour se transformer en ovule ; c'est le cas à peu près général chez les *Calyptriblastes*, comme *Gonothyrea Loveni*.

Dans ce cas, à la phase de grand accroissement de l'œuf, il se forme dans le cytoplasme une grande quantité de substances de réserve, sous forme de petites *plaquettes* ou *vésicules vitellines* excessivement nombreuses.

KLEINENBERG (1872) observe le premier la formation de l'œuf chez l'*Hydre*. L'ovaire est formé d'abord de cellules aplaties toutes semblables. Bientôt la cellule centrale grossit rapidement, pousse des prolongements amœboïdes irréguliers et devient l'œuf unique de l'ovaire. Son noyau, devenu vésicule germinative, voit sa tache germinative disparaître et alors se forment, dans le cytoplasme, des granulations vitellines arrondies, ainsi que des granulations de chlorophylle. Il apparaît une nouvelle tache germinative arrondie dans le noyau et l'œuf s'accroît encore, en multipliant ses prolongements amœboïdes. Dans le cytoplasme de l'œuf, et formées à ses dépens, se montrent des vésicules entourées d'une paroi épaisse que KLEINENBERG appelle *pseudocellules* et qui, dit-il, doivent être comparées, aux points de vue morphologique et physiologique, aux sphérules vitellines de l'œuf d'oiseau. L'accroissement terminé, l'œuf prend sa forme sphérique.

Ainsi, pour KLEINENBERG, l'œuf de l'*Hydre* garde toujours le caractère d'une cellule simple et les *pseudocellules* que l'on trouve dans son cyto-

plasme, ne tirent pas leur origine de l'extérieur, puisqu'elles sont formées directement, aux dépens du protoplasme de l'œuf.

BRAUER (A.) (1891), dans l'*Hydre*, voit une cellule de l'ovaire se différencier des autres, par sa taille plus grande et devenir la *cellule-œuf*. Pendant ce temps, les autres cellules de l'ovaire se dissolvent, leur substance étant transformée en grains vitellins de différentes tailles, qui sont les *pseudocellules* qui, comme telles, sont absorbées par la *cellule-œuf* en développement. Ainsi donc, pour BRAUER, les *pseudocellules* sont des réserves alimentaires, élaborées par l'œuf aux dépens de la substance de ses cellules-sœurs.

WÜLFERT (1902), chez *Gonothyrea Loveni*, après avoir reconnu la nature ectodermique des cellules sexuelles primitives, les voit bientôt passer, grâce à leurs mouvements amœboïdes, dans l'endoderme du jeune pédoncule et de l'hydrante et enfin émigrer vers le *glockenkern* ectodermique. Lorsque le pédoncule est plus âgé, ce processus de néoformation se produit dans les parties du pédoncule situées au-dessous du gonange et toujours pendant l'émigration des cellules sexuelles primitives. L'œuf, dans le gonophore, a une forme et une situation très variables, mais contient toujours une grande quantité de substances nutritives de réserve, sous forme de grains vitellins, à structure homogène, lorsqu'il est complètement développé.

DOWNING (1908), chez *Hydra fusca*, observe que l'œuf et les cellules qui l'entourent se nourrissent de la même façon, par apport de substances nutritives des cellules endodermiques, d'abord à l'état diffus, puis sous forme de *pseudocellules* ou masse granulaire. Plus tard, les cellules qui entourent l'œuf dissolvent leur paroi en contact avec celui-ci, et ainsi leurs cytoplasmes se fusionnent avec celui de l'œuf, et leurs noyaux se transforment en *corps vitellins* ou en *pseudocellules*.

MÜLLER (1908), chez les *Cladonémides* et les *Codonides*, voit l'œuf se former par la fusion de nombreux *ovocytes*. L'œuf est ainsi une formation *plasmodiale*, dans laquelle il ne se produit pas de *phagocytose*. Il y a simple addition de protoplasme des *ovocytes* et les noyaux peuvent ou dégénérer complètement, ou bien être incorporés à l'état de *pseudocellules*. Le noyau de l'*ovocyte*, qui devient *vésicule germinative*, est déterminé secondairement par des influences nombreuses, puisque des *ovocytes* déjà désignés pour devenir œufs, sont assimilés par l'œuf, ou bien se fusionnent entre eux pour devenir l'œuf définitif. MÜLLER distingue donc deux types de formation de l'œuf :

1^o Ou bien les *cellules initiales* de la *gonade* donnent des œufs nombreux qui restent ronds et sont relativement de petite taille, comme ceux de *Cladonema*, *Eleutheria* et des *Tiarides*.

2^o Ou bien quelques œufs seulement deviennent grands, formant chacun un *amibe géant*, avec protoplasme différencié en *exo* et *endoplasme*, comme ceux de *Margelopsis*, *Hybocodon*, *Ectopleura* et des *Codonides*.

Dans l'œuf jeune, le plasma est d'abord homogène ou très finement granuleux ; puis apparaissent les vacuoles et les grains de vitellus formés par la dégénérescence des noyaux des *ovocytes* fusionnés, mais si les *ovocytes* sont fusionnés avant la dégénérescence de leurs noyaux, ceux-ci donnent les *pseudocellules* et subissent une métamorphose régressive, jusqu'à devenir masse homogène. L'aspect différent des *pseudocellules*, selon l'espèce qui les contient, dépend de ce qu'ils ont été incorporés à un stade de dégénérescence plus ou moins précoce.

HARGITT (T.-G.) (1913) décrit chez *Campanularia flexuosa* l'évolution de la cellule endodermique en œuf. Tout d'abord, le nucléole chromatique se vacuolise, puis se fragmente en plusieurs morceaux, qui sont expulsés dans le cytoplasme, sous forme de nombreuses *chromidies*. Ces *chromidies* jouent un rôle important dans la formation des réserves nutritives de l'œuf, participant ainsi d'une façon active au phénomène de *grand accroissement* de l'œuf. Le nucléole devient donc un *centre dynamique* de l'activité nutritive, puisque celui-ci disparu, l'émission chromatique, la formation des réserves et la croissance de l'œuf cessent immédiatement.

Les travaux de P.-J. VAN BENEDEN (1844-67), CLARCK (H.-J.) (1864), ALLMAN (1870), VON KOCH (1891), CIAMICIAN (1879), BALFOUR (1883), HAMANN (1887), BRAUER (1891), DOFLEIN (1896), GRÖNEBERG (1897), LABBÉ (1899), SCHNEIDER (K.) (1902), HARGITT (G.-T.) (1909), PÉREZ (1913), OSCHMANN (1923), sur la formation de l'œuf de la *Tubulaire* et ceux de ALLMAN (1875), KOROTNEFF (1880-88), HARDY (1891), LABBÉ (1889), sur la formation de l'œuf de la *Myriothèle*, seront analysés dans les chapitres respectifs de la *Tubulaire* et de la *Myriothèle*.

Ainsi donc, les *pseudocellules* des auteurs allemands sont des formations spéciales, ayant l'aspect de noyaux plus ou moins dégénérés, contenus dans le cytoplasme de l'œuf. KLEINENBERG (1872) a reconnu et étudié le premier ces formations énigmatiques chez l'*Hydre* d'eau douce, mais il les a vues formées directement aux dépens du cytoplasme de l'œuf. Par la suite, TICHOMIROFF (1887), NUSSBAUMN (1887), BRAUER (1891) les

ont considérées comme des cellules nutritives de réserve, formées par l'œuf, des produits plasmatiques élaborés par le cytoplasme ovulaire comparables aux réserves vitellines que l'on trouve dans la majorité des œufs.

Cette interprétation est aujourd'hui complètement abandonnée. Les travaux de CIAMICIAN (1879), BALFOUR (1879), METSCHNIKOFF (1886), KOROTNEFF (1888), DOFLEIN (1896), GRÖNEBERG (1897), LABBÉ (1899), PÉREZ (1913), montrent que les *pseudocellules* ne sont que les noyaux des *ovocytes* digérés par l'œuf ou fusionnés par lui.

§ III. — Maturation de l'œuf

Les phénomènes intimes de la maturation de l'œuf chez les *Hydriaires* ne sont connus encore aujourd'hui, que chez un très petit nombre d'espèces.

KLEINENBERG (1872) voit la formation des *globules polaires* se produire toujours, chez l'*Hydre*, avant l'éclatement de la membrane ectodermique qui entoure l'œuf. A ce moment, l'œuf est une masse homogène, qui se boursoufle au contact de l'eau et coule dans celle-ci. Les deux *globules polaires* précédemment expulsés forment deux vésicules sphériques claires, l'une plus grande que l'autre, qui s'éloignent, possèdent quelques grains réfringents n'ayant aucune ressemblance avec les *pseudocellules*.

KOROTNEFF (A.) (1880), dans son « *Essai d'étude comparée des Cœlentérés* », ne dit rien des phénomènes de la maturation de l'œuf de la *Myriothèle*. Quant à l'*Hydre*, il confond les *globules polaires* avec d'autres formations, puisqu'il dit que les *globules polaires* « apparaissent en différents points de la surface supérieure de l'œuf ».

NUSSBAUM (1887) chez l'*Hydre*, voit les *globules polaires* se former, lorsque la membrane ectodermique qui entoure l'œuf a éclaté.

BRAUER (A.) (1891) observe que, lorsque l'œuf de l'*Hydre* a absorbé la quantité de vitellus nécessaire, il rentre ses pseudopodes, augmente d'épaisseur et repousse la membrane ectodermique qui le recouvre. A ce moment, sa vésicule germinative disparaît et peu de temps après se produit l'étranglement du premier, puis du second *globule polaire*. Pendant ce temps l'œuf qui était encore aplati, devient sphérique. Sa base, en contact avec la *mésoglée*, reste large. Un petit prolongement de l'œuf

en forme de quille apparaît au pôle d'expulsion des *globules polaires* ; ce prolongement provoque l'éclatement de la membrane ectodermique et la masse homogène de l'œuf passe à travers l'ouverture, se boursoufle au contact de l'eau sous la forme d'un anneau large et clair, qui redevient sphérique. La base d'implantation est étirée sous forme de pédoncule et se trouve placée sous un creux formé par la membrane ectodermique rétractée.

L'évolution de la vésicule germinative aux divers stades de maturation de l'œuf de l'*Hydre* est bien décrite par BRAUER. Dans la vésicule germinative jeune, BRAUER distingue : la membrane, un grand nucléole, un réseau de filaments formé de chromatine et d'achromatine, enfin un suc nucléaire.

Lorsque parallèlement à la croissance du cytoplasme de l'œuf la vésicule germinative se développe, le grand nucléole se développe lui aussi en absorbant les petits nucléoles nouvellement formés. Il y a alors séparation de la chromatine et de l'achromatine du réseau, de sorte que la chromatine va se concentrer, tandis que l'achromatine se disperse dans tout le noyau. Lorsque se produit la régression de la vésicule germinative, les chromosomes se forment aux dépens de la chromatine concentrée, tandis que la charpente du fuseau provient de l'achromatine, le protoplasma de l'œuf ne prenant aucune part à sa formation. Le suc nucléaire se répand dans le cytoplasme de l'œuf lorsque la membrane disparaît. Le grand nucléole se décompose en une partie qui reste dans la vésicule germinative et une autre partie, qui passe dans le protoplasme de l'œuf.

Dans la formation du premier et du deuxième *globule polaire* le fuseau achromatique a la forme d'un tonnelet caractérisé par l'absence de toute radiation polaire. Les chromosomes, disposés en plaque équatoriale, ont la forme de petites baguettes courtes. Appliqués l'un contre l'autre, BRAUER a eu beaucoup de difficulté pour les compter et croit qu'ils sont en nombre de 12 à 14. La dimension des œufs étant sujette à de grandes variations, les chromosomes présentent des tailles très différentes dans chacun d'eux. A la métaphase, ils se divisent transversalement sur la plaque équatoriale. Il n'y a pas de stade de repos entre la formation du premier et du deuxième *globules polaires*. BRAUER voit toujours deux *globules polaires* se former, le premier pouvant présenter des chromosomes étranglés, indiquant un début de mitose, mais la division entière ne se produit pas.

ALLEN (1900) et avec lui beaucoup d'auteurs qui ont étudié la maturation de l'œuf chez les *Hydrozoaires* pensent que la vésicule germinative se fragmente et disparaît entièrement vers le moment où les cellules polaires se forment.

WÜLFERT (1902), chez *Gonothyrea Loveni*, observe d'abord dans l'œuf en train de s'accroître la vésicule germinative, qui se rapproche beaucoup de la périphérie, puis sa membrane se plisse, devient irrégulière et finit par disparaître complètement ; les nucléoles ont disparu. Le fuseau de maturation peut se produire, à n'importe quel endroit de la périphérie de l'œuf ; on ne peut donc pas parler ici de l'existence d'un pôle d'expulsion.

WÜLFERT nous montre le stade très intéressant d'un *ovocentre* situé encore dans la vésicule germinative avant la formation du premier fuseau polaire. Cet *ovocentre* est formé d'un petit grain central, d'où partent de nombreux rayons terminés par un cercle de petits grains plus fortement colorables.

Cependant, jamais WÜLFERT n'a observé la division de cet *ovocentre*, ce qui lui fait paraître très singulier le fait de trouver toujours les fuseaux polaires sans *centrosomes* et sans irradiations. Le *fuseau polaire* se présente sous forme de tonnelet, les chromosomes sont arrondis et placés à l'équateur, sur une ligne circulaire ; ils sont au nombre de huit. Il y a deux *globules polaires* expulsés, ordinairement arrondis ; ils peuvent, en se pressant contre la membrane de l'œuf, prendre une forme ovale ; le premier *globule polaire* est un peu plus grand que le second, il ne se divise pas, mais ses chromosomes commencent à se fendre irrégulièrement. Les *globules polaires* ne présentent pas de noyau au repos. Les chromosomes sont dispersés dans le plasma. Le *reliquat chromatique*, qui reste dans l'œuf après l'expulsion du deuxième globule polaire, se transforme en *pronucléus* femelle ; il prend la forme sphérique et reste à la périphérie, après avoir reformé sa membrane, sa charpente achromatique et transformé ses chromosomes en *microsomes*.

DOWNING (1908) observe chez l'*Hydre* la formation de deux *globules polaires* ; le premier possède 12 chromosomes, tandis que le second n'en a que 6.

MÜLLER (1908), chez les *Cladonémides* et les *Codonides*, voit l'émigration de la vésicule germinative et sa dégénérescence plus ou moins complète se produire, avant la première division de maturation. Le mode de dégénérescence paraît être différent ; parfois le noyau disparaît

tout à fait dans le cytoplasme, comme chez *Hybocodon prolifer*, *Margelopsis Heckeli* et *Eleutheria dichotoma*.

Ce n'est que chez *Eleutheria* que WULFERT a pu observer un fuseau de maturation, tandis que chez *Margelopsis* il a reconnu le *pronucléus* femelle à la chromatine réduite à de très fines granulations et à l'absence de nucléole.

HARGITT (G.-T.) (1913) suit la réduction chromatique dans l'œuf de *Campanularia flexuosa* ; il voit les chromosomes apparaître dans la vésicule germinative, mais la plus grande partie de la chromatine passe dans le cytoplasme et rien ne la différencie de celle qui forme les chromosomes. La chromatine *support de l'hérédité* d'après WEISSMANN, ne se continue donc pas d'une génération à la génération suivante. Par conséquent, d'après HARGITT, c'est à des phénomènes chimiques et non à des apparences morphologiques, qu'il faut demander l'explication des activités qui assurent les fonctions de la cellule.

Les travaux de CIAMICIAN (1878-79), BRAUER (1891), ALLEN (1900), SCHNEIDER (K.) (1902), HARGITT (G.-T.) (1909), OSCHMANN (1923), sur la maturation de l'œuf de la *Tubulaire* seront analysés dans le chapitre de la *Tubulaire*. Cette partie de l'historique n'est pas à faire pour la *Myriothèle*, aucun travail sur cet Hydraire ne traitant de la question.

§ IV. — Fécondation de l'œuf et polyspermie

La fécondation chez les *Hydraires* a été très rarement observée et trop sommairement décrite. Le plus souvent, les auteurs se contentent de simples suppositions.

BRAUER (A.) (1891), le premier, en donne une bonne description chez l'*Hydre*. Lorsque, après l'expulsion des globules polaires, l'œuf a rompu la membrane ectodermique qui le recouvre, il se forme au pôle d'expulsion un petit *sillon* bien délimité et très caractéristique observé déjà par METSCHNIKOFF sur l'œuf de *Mitrocoma annae*. On peut, dans certaines conditions très favorables, voir un des nombreux spermatozoïdes qui entourent l'œuf pénétrer la membrane gélatineuse et finalement disparaître dans celui-ci. Il n'y a pas formation d'une *membrane vitelline*, mais la fin de la fécondation est indiquée par la disparition du petit sillon qui se montrera à nouveau pour indiquer le début de la segmentation.

Cette observation, faite sur du matériel vivant, est rendue très difficile par suite de l'opacité de l'œuf et des dimensions minimales du spermatozoïde. Grâce à la méthode des coupes, BRAUER a pu poursuivre l'étude des phénomènes intimes de la fécondation : lorsque le *pronucléus* femelle a pris la forme vésiculaire, il se place près du fond du sillon de fécondation. Le spermatozoïde pénètre à ce moment et le sillon s'efface, éloignant de la sorte le *pronucléus* femelle de la périphérie de l'œuf. Le cytoplasme qui l'entoure semble être devenu plus abondant. Le spermatozoïde se transforme très rapidement en une petite *vésicule* claire, placée à côté du noyau de l'œuf et possédant un aster plus ou moins net, tandis que le *pronucléus* femelle n'en possède pas. Ensuite, le *pronucléus* mâle croît de façon à prendre une taille à peu près égale à celle du *pronucléus* femelle et montre, comme celui-ci, dans son intérieur, un ou deux nucléoles. Puis le *pronucléus* mâle s'applique contre le *pronucléus* femelle, la fusion des deux noyaux a lieu pour donner le *noyau de segmentation*. Celui-ci est facile à distinguer du *pronucléus* femelle, d'abord par la présence du *spermocentre*, puis par sa situation éloignée de la périphérie, ainsi que par sa taille double.

Ainsi donc, dans l'œuf de l'*Hydre*, la maturation, la fécondation et la formation du premier sillon de segmentation se produisent au même endroit de l'œuf, donnant ainsi une orientation certaine (pôle distal et pôle proximal) pour le développement ultérieur.

WÜLFERT (1902), chez *Gonothyrea Loveni*, observe la pénétration du spermatozoïde, après l'expulsion du deuxième globule polaire. Il n'y a pas ici de formation de sillon de fécondation, car le spermatozoïde paraît pouvoir entrer dans l'œuf par un point quelconque. D'abord très petit, fortement colorable et homogène, le *noyau spermatique* se gonfle peu à peu et prend un aspect granuleux. La membrane achromatique devient visible et la masse chromatique, d'abord homogène, se divise en 8 chromosomes. Du centre de l'œuf, le noyau spermatique émigre, en s'accroissant, vers la périphérie pour se réunir avec le *pronucléus* femelle ; il y a un simple *rapprochement* des deux *pronucléus*. Dans chaque noyau se forme d'une manière indépendante le *centrosome* mâle et le *centrosome* femelle, puis les *microsomes* chromatiques se réunissent autour de huit centres pour former les chromosomes.

Mais WÜLFERT a observé un autre mode d'union des deux noyaux sexuels. Le noyau spermatique ne se transforme pas en *pronucléus* mâle, sous forme de vésicule au repos placée contre le noyau de l'œuf,

mais ce noyau spermatique sous forme de sphère compacte, *pénètre* à l'intérieur du pronucléus femelle.

Ce mode de fécondation se produit toujours lorsque le spermatozoïde rencontre le pronucléus femelle immédiatement après son entrée dans l'œuf. Le *spermocentre*, introduit par le spermatozoïde, subit une modification. Pendant la migration vers le noyau de l'œuf, il s'entoure d'une petite sphère granuleuse d'*archoplasme*, puis commence sa division au voisinage du pronucléus femelle : ainsi se forme un fuseau central net ayant à chaque pôle un *centrosome* entouré d'une zone claire d'*archoplasme*. Les centrosomes s'écartent de plus en plus l'un de l'autre, jusqu'à ce qu'ils arrivent au pôle opposé du noyau de segmentation ; les chromosomes s'ordonnent alors en plaque équatoriale. Le fuseau de segmentation présente une *astrophère*, dont les rayons atteignent presque la surface supérieure de l'œuf.

Ainsi donc chez *Gonothyrea Loveni*, deux types de fécondation nettement différents, dont le dernier, très particulier, avait déjà été observé par O. HERTWIG chez *Strongylocentrotus lividus* et plus tard par BOVERI chez *Echinus microtuberculatus* et *Tiara*.

Les travaux de CIAMICIAN (1878-79), BRAUER (A.) (1891), SCHNEIDER (K.) (1902), HARGITT (G.-T.) (1909), OSCHMANN (1923), sur la fécondation de l'œuf de la *Tubulaire*, et ceux d'ALLMANN (1875) et KOROTNEFF (1880-88) sur la fécondation de l'œuf de la *Myriothèle* seront analysés dans les chapitres respectifs de la *Tubulaire* et de la *Myriothèle*.

Polyspermie. — On admet généralement aujourd'hui que la polyspermie peut se produire, mais seulement, soit par suite de circonstances spéciales, considérées comme anormales, soit par suite d'une intervention expérimentale. Cependant, on la rencontre assez fréquemment dans les gros œufs à vitellus abondant comme les œufs d'*Insectes*, de *Batraciens*, de *Reptiles* et d'*Oiseaux* constituant la *polyspermie physiologique*. Cette polyspermie n'est jamais suivie de *polyfécondation* parce que, malgré son volume quelquefois énorme, l'œuf ne possède toujours qu'un pronucléus femelle, qui ne peut copuler qu'avec un pronucléus mâle formé par un seul spermatozoïde.

Par suite de la formation, tout à fait spéciale, des œufs de certains *Hydriaires Gymnoblastiques*, œufs formés par la fusion de nombreux ovocytes dont certains noyaux dégénèrent complètement, d'autres presque pas, il est possible de concevoir des œufs possédant plusieurs vésicules germinatives chez lesquels la *polyspermie* sera suivie de *poly-*

fécondation. C'est, en effet, ce qui se passe à peu près normalement chez *Tubularia mesembryanthemum* et que nous exposerons, en détail, dans les chapitres XV, XVI, XVII, XVIII.

Chez les *Hydriaires* la polyspermie a été observée à différentes reprises.

TICHOMIROFF (1887) et BRAUER (1891) l'ont reconnue chez *Tubularia mesembryanthemum*, sans y constater de la *polyfécondation*, malgré la présence dans un œuf de deux vésicules germinatives, signalées et dessinées par BRAUER.

WÜLFERT (1902) a vu, chez *Gonothyrea Loveni*, plusieurs spermatozoïdes pénétrer dans un seul œuf, dont la vésicule germinative n'était pas complètement mûre, mais un seul spermatozoïde ayant déjà un aster très net s'était placé contre le noyau de l'œuf. Ainsi la formation du pronucléus mâle peut se produire indépendamment de l'état de maturation du noyau femelle. Dans d'autres cas, WÜLFERT observe dans l'œuf qui vient de se préparer pour l'expulsion des globules polaires, plusieurs petites irradiations au centre desquelles on trouve encore la tête du spermatozoïde, sous forme d'un grain de chromatine non modifié.

En résumé, les œufs polyspermiques ne sont pas rares chez *Gonothyrea Loveni*. Mais WÜLFERT se pose la question suivante, sans toutefois pouvoir donner une réponse précise : comment va se comporter un œuf qui a laissé pénétrer plusieurs spermatozoïdes ? Si deux spermatozoïdes ont pénétré, chacun des deux noyaux spermatiques va-t-il copuler avec une moitié du noyau de l'œuf et dans ce cas comment la segmentation va-t-elle se produire ? Ou bien, si un seul noyau spermatique s'unit avec le noyau de l'œuf quel est le sort de l'autre ?

HARGITT (G.-T.) (1909) voit les œufs *polyspermiques* apparaître fréquemment chez *Pennaria tiarella Ayres*. Chaque spermatozoïde qui a pénétré possède un aster distinct, malgré qu'un seul spermatozoïde se transforme en pronucléus mâle. Cependant, on trouve des œufs polyspermiques où plusieurs spermatozoïdes se transforment en pronucléi mâles, mais sans présenter d'aster ou de centrosome visibles, de telle sorte qu'HARGITT différencie les pronucléi mâles du pronucléus femelle par la taille seulement ; celui-ci étant le double de ceux-là. La destinée de tels œufs n'a pu être suivie. Les travaux de BRAUER (1891), SCHNEIDER (K.) (1902), OSCHMANN (1923), sur la polyspermie de *Tubularia mesembryanthemum* seront analysés dans le chapitre XVIII.

§ V. — Hermaphroditisme

Les *Hydriaires* se rencontrent rarement isolés, le plus souvent ils vivent en colonies. Leurs bourgeons reproducteurs (méduses, gonophores ou sporosacs) mâles ou femelles sont portés par les *blastostyles* ou rameaux différenciés de la colonie. Ordinairement, les sexes sont séparés, c'est-à-dire que les bourgeons reproducteurs mâles proviennent exclusivement d'une colonie, tandis que les bourgeons reproducteurs femelles sont fournis par une autre colonie. Exceptionnellement, une même colonie peut porter des bourgeons reproducteurs mâles et des bourgeons reproducteurs femelles, mais chacun des *blastostyles* de la colonie étant, soit entièrement mâle, soit entièrement femelle, comme cela se rencontre normalement chez les *Plumulaires*.

D'autres fois, mais beaucoup plus rarement, chaque *blastostyle* porte des gonophores des deux sexes, comme cela se rencontre normalement chez la *Myriothèle* où les gonophores mâles sont moins nombreux et placés distalement, par rapport aux femelles sur le même *blastostyle*. Ces deux cas exceptionnels que nous venons de citer constituent de l'*hermaphroditisme normal*.

EDOUARD VAN BENEDEN (1874), après avoir étudié *Hydractinia echinata* et *Clava squamata*, conclut à l'*hermaphroditisme morphologique primitif* de chaque sporosac. Au sommet du sporosac femelle apparaît, lorsque tous les œufs sont formés, un bourgeon mâle, ou, si l'on veut, un testicule rudimentaire. De même, dans le sporosac mâle différencié, certaines cellules évoluent dans le sens femelle. EDOUARD VAN BENEDEN étend ses conclusions en généralisant, à tous les animaux supérieurs et dit : « L'endoderme représente le feuillet femelle, l'ectoderme le feuillet mâle et la fécondation est l'union d'une cellule endodermique différenciée en œuf, avec un certain nombre de cellules ectodermiques différenciées en spermatozoïdes. »

L'*hermaphroditisme accidentel*, chez les *Hydriaires*, a été signalé plusieurs fois.

CIAMICIAN (1879) observe, à maintes reprises, chez *Tubularia mesembryanthemum*, des gonophores hermaphrodites dans lesquels il trouve à la partie supérieure des *actinules* en développement et à la partie inférieure des cellules génitales mâles en évolution. CIAMICIAN pense que chez de tels gonophores l'*autofécondation* est impossible parce que, con-

trairement à la règle, il y a *protogynie*, c'est-à-dire que les œufs sont mûrs bien avant les spermatozoïdes puisque dans les cinq cas de gonophore hermaphrodite qu'il a observés, il a toujours rencontré les cellules génitales mâles en évolution à côté d'embryons déjà avancés dans leur développement.

MÜLLER (1898) trouve de l'*hermaphrodisme accidentel* chez les *Anthoméduses* libres : *Cladonema radiatum* et *Eleutheria dichotoma*. Dans cette dernière, les éléments mâles sont concentrés à la face dorsale, les éléments femelles à la face ventrale.

BONNEVIE (Kristine) (1898) signale de l'*hermaphrodisme accidentel* chez *Tubularia asymmetrica* Bonn., les gonophores mâles et femelles se trouvant, côte à côte, dans la même colonie. Elle observe chez *T. asymmetrica* Bonn. et *Hydractinia humilis* Bonn., un hermaphrodisme beaucoup plus condensé, sous la forme du gonophore hermaphrodite dans lequel les éléments mâles et les éléments femelles se rencontrent évoluant à côté les uns des autres.

PÉREZ (Ch.) (1913) décrit un cas d'*hermaphrodisme accidentel* chez *Tubularia bellis* Allm. Dans une colonie femelle, au milieu de bouquets de gonophores femelles, il trouve un bouquet mâle, qui porte deux gonophores bien développés, puis un bouquet mixte formé d'un gonophore mâle en pleine évolution, d'un gonophore femelle contenant un œuf en segmentation et deux jeunes bourgeons.

J'ai moi-même signalé (1923) la présence accidentelle du gonophore hermaphrodite chez *Myriothele Cocksii* Vigurs. Son étude et les cas particuliers de son évolution seront traités au chapitre IX.

DEUXIÈME PARTIE

La Myriothèle (Myriothela Cocksı Vigurs)

CHAPITRE II

HISTORIQUE

La *Myriothèle* est un Hydraire de forme à peu près cylindrique qui peut atteindre 10 centimètres de longueur sur 5 millimètres de diamètre. Elle vit dans les mers du Nord, sur les côtes de Norvège, d'Ecosse, d'Irlande, d'Angleterre et dans la Manche, sur les côtes de Bretagne. Elle est fixée à la partie inférieure des pierres immergées dans l'eau, qui sont mises à nu à marée basse.

La *Myriothèle* fut d'abord décrite, d'une façon tout à fait insuffisante, par OTTO FABRICIUS (1780), dans sa « *Fauna Groenlandica* », sous le nom de *Lucernaria phrygia*, la plaçant provisoirement dans ce genre qu'il avait particulièrement étudié, malgré que sous beaucoup de rapports, elle se rapprochait, disait-il, de *Hydra*. Dans tous les cas, il reconnaissait avoir affaire à un Cœlentéré.

Il n'en fut pas de même pour DE BLAINVILLE (1834). Sans matériel d'étude et par conséquent sans observation directe, se basant sur la description très incomplète de FABRICIUS et tenant compte avant tout des caractères extérieurs de l'animal contracté, qui ressemble superficiellement à un ver, il créa pour cette forme un genre nouveau, le genre *Candelabrum* qu'il plaça près de *Sipunculus*.

SARS (1849), la trouvant en très grande quantité sur les côtes de Norvège, à Tromsø, fixée sur les pierres ou sur les *Sertulaires*, en fit une étude approfondie et lui donna le nom de *Myriothela arctica*. Il fit de cet animal un Hydraire qu'il plaça entre les genres *Coryne* et *Syncoryne*. Mais SARS ne vit pas, à ce moment, que *Lucernaria phrygia* de FABRICIUS et *Myriothela arctica* constituaient un seul et même animal. Ce n'est que quelques années plus tard, qu'il put faire cette identification avec le

specimen du *Museum Universitaire de Copenhague* et il est le premier qui ait bien décrit et bien caractérisé cette forme.

Cependant, en appliquant strictement la loi de priorité, AGASSIZ (1862) restaura le genre *Candelabrum* de DE BLAINVILLE et peut-être aurait-on dû l'adopter.

VIGURS (1849) étudie la larve de *Myriothela* et, sans raison apparente, propose de changer les noms d'espèce et de genre et de l'appeler *Arum Cocksii*.

GOSSE (1855), ne tenant aucun compte des descriptions antérieures, redécouvre *Myriothela phrygia* qu'il baptise *Spadix purpurea*.

HINCKS (1868) dans son *Histoire des Hydraires Britanniques*, donne une bonne étude de la Morphologie externe de la *Myriothèle*.

SARS (G.-O.) (1874) montre que *Myriothela phrygia* de FABRICIUS est différente de *M. phrygia* décrite par HINCKS. C'est pourquoi Kristine BONNEVIE (1899) met bien en relief les caractères distinctifs de ces deux espèces :

Chez *M. phrygia*, il y a absence de *claspers* pour maintenir les œufs libérés et l'animal est attaché au sol par des filaments tentaculiformes qui naissent à la base de l'hydranthe. Chez *M. Cocksii Vigurs* il y a des *claspers* et l'animal est fixé aux rochers, non seulement par quelques filaments, mais surtout par des expansions lamelliformes du périoderme de l'*hydrorhize*.

CHAPITRE III

MORPHOLOGIE EXTERNE

L'animal qui fait l'objet de cette étude c'est *Myriothela Cocksii* Vigurs (fig. 1), que j'ai pu me procurer en quantité suffisante à Roscoff, à n'importe quelle époque de l'année.

Nous pouvons diviser le corps de la *Myriothèle* en 4 régions parfaitement distinctes et très différentes les unes des autres, comme longueur et comme aspect. Nous avons déjà dit, qu'elle avait la forme, en extension, d'un cylindre pouvant atteindre chez certains exemplaires 10 centimètres de longueur sur 5 millimètres de largeur. Il est fixé au support, le plus souvent pierre plate de granit, provenant de l'érosion de la côte, par des excroissances de la base de l'*hydrante* quelquefois courtes et trapues, d'autres fois pouvant avoir un centimètre de long et alors tentaculi-

formes. A la partie postérieure, l'*hydranthe* est couché sur la pierre, formant un *stolon* ramifié, c'est l'*hydrorhize* qui atteint quelquefois



FIG. 1. *Myriothela Cocksii* ((Vigurs) d'après ALLMAN. $\times 2 \frac{1}{2}$.

4 centimètres. L'*hydrorhize* est recouvert d'un *périderme* formé par des lames minces foliacées paraissant de nature cornée, superposées les unes

aux autres et qui ne présentent avec la pierre aucune adhérence. Celle-ci est assurée au moyen de ramifications nombreuses du stolon qui, par leur sécrétion, sont fixées au support. Chacune de ces ramifications est protégée elle-même par un tube péridermique légèrement aplati. Une coupe transversale totale de l'hydrorhize nous montre, au centre, la cavité gastrique frangée de l'*hydranthe*, puis l'ectoderme qui a sécrété le périderme.

La portion libre, détachée du support, est dressée et comprend 3 régions. Contre l'*hydrorhize*, une première région très courte, ayant au maximum 5 ou 6 millimètres de longueur, cannelée longitudinalement et sur laquelle sont fixées les excroissances qui aident à la fixation de l'animal.

Vient ensuite une deuxième région, la plus importante, constituant le *gonosome* qui porte les produits génitaux. Elle est de taille très variable suivant les sujets et suivant les saisons. Réduite quelquefois à 2 ou 3 millimètres, elle peut avoir jusqu'à 2 centimètres de longueur. Cette région porte d'abord les blastostyles d'ALLMAN qui sont de véritables hydranthes réduits ou *polypites* d'HUXLEY. Sur les *blastostyles* prennent naissance, par bourgeonnement intense, les *gonophores* ou méduses réduites qui renfermeront les produits génitaux et assureront ainsi la reproduction sexuée de l'espèce. Ordinairement, chez les *Hydraires*, un blastostyle porte des gonophores du même sexe, mâle ou femelle. La *Myriothèle* présente ce caractère exceptionnel d'avoir des gonophores des deux sexes sur le même blastostyle, les gonophores mâles groupés ordinairement à l'extrémité du blastostyle, les gonophores femelles beaucoup plus nombreux, à la base. Le nombre des blastostyles et leur taille varient beaucoup suivant la saison. En hiver, ils peuvent avoir près d'un centimètre de longueur et une *Myriothèle* peut avoir de 30 à 40 blastostyles bien développés. En été ils sont très peu nombreux et réduits à de petites évaginations.

A droite et à gauche de la base d'implantation des blastostyles et quelquefois disséminés sur cette région du corps de l'hydranthe, on trouve de longs prolongements tubulaires à extrémité terminée par une ventouse, ce sont les *claspers*, bien décrits par ALLMAN. Ces *claspers* servent à fixer les œufs libérés des gonophores après leur maturation et leur fécondation. Ils appliquent, au nombre de 1 ou 2, quelquefois 3, leur extrémité libre, en ventouse sur l'œuf et ainsi celui-ci peut continuer son développement sans risquer d'être entraîné par les courants d'eau. De la sorte, ils échappent à une mort certaine.

La troisième région est de beaucoup la plus longue. En pleine extension elle atteint les $\frac{3}{4}$ de la longueur totale du corps de l'animal. Elle peut donc avoir 7 centimètres de longueur. A sa surface se trouvent une infinité de petits tentacules capités colorés en rouge, ayant 1 ou 2 millimètres de longueur. Dans un exemplaire de 4 centimètres de taille, j'en ai compté plus de 1.000. Chaque tentacule se compose d'une tête de forme elliptique à ectoderme bourré de *nématocystes* de plusieurs espèces (*nématocystes adhésifs*, *nématocystes urticants*) et d'un pédoncule creux très court dont la cavité est en communication avec la cavité digestive de l'animal.

Evidemment ces tentacules ne peuvent servir à la préhension des petits *Amphipodes* dont se nourrit l'animal, mais les *nématocystes* dont leur tête est garnie immobilisent la proie. En effet, dès qu'un *Amphipode* passe au voisinage des tentacules ceux-ci s'appliquent contre lui. La *Myriothèle* en extension l'entoure complètement et le maintient ainsi jusqu'à immobilité complète puis, ouvrant largement sa bouche, engloutit le petit *Crustacé* dont les parties assimilables sont utilisées et la carapace rejetée quelques heures après l'ingestion.

La récolte de la *Myriothèle* est une opération très délicate, d'abord parce qu'au moindre danger l'animal se roule en une boule hérissée de petits mamelons, absolument méconnaissable ; mais encore parce qu'elle prend la coloration de la pierre sur laquelle elle est fixée. Il faut alors un œil très exercé pour la découvrir. Sa coloration est blanc laiteux présentant des taches roses et violettes. Attachée aux granits, elle n'est guère discernable que par la couleur marron foncé de son stolon.

Mise en aquarium, il n'est guère possible de la faire vivre plus de 3 à 4 jours. En effet, la *Myriothèle* a besoin pour vivre d'une eau courante très pure. C'est pourquoi on la trouve toujours fixée à la partie inférieure des blocs de granit dans l'espace compris entre les aspérités du bloc et le sol de la mer qui doit être toujours sableux, afin que l'eau circule continuellement. S'il n'y a pas de vide entre la pierre et le sol, il est inutile d'y chercher l'animal.

A la limite normale des marées, là où les vagues viennent battre continuellement, on aura de grandes chances de le rencontrer. Dans un aquarium à circulation constante d'eau de mer, les couleurs de la *Myriothèle* commencent dès le premier jour à se ternir, le pigment de la tête des tentacules disparaît ; elle s'allonge considérablement, puis vers le troisième ou le quatrième jour elle se coupe en morceaux avant de mourir.

CHAPITRE IV

LES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT DE LA MYRIOTHÈLE

§ I. — Recherches personnelles

Le premier stade de la formation du gonophore se présente (fig. II) comme une évagination en doigt de gant très localisée qui intéresse d'abord l'endoderme seul. C'est une véritable poussée de cellules endodermiques, non sous la forme de bourgeonnement intense produisant un massif de cellules, mais un refoulement vers l'extérieur de l'assise endodermique refoulement qui pénètre profondément dans l'endoderme qui reste entièrement passif. Les deux lèvres endodermiques de l'évagination peuvent être écartées et limiter alors une cavité largement ouverte en communication avec la cavité gastro-vasculaire du blastostyle ou bien ces deux lèvres peuvent être appliquées directement l'une contre l'autre, rendant ainsi cette cavité virtuelle. Dans ce cas, l'enfoncement endodermique paraît être un massif de cellules alors qu'en réalité il n'en est pas ainsi. Par suite de cette poussée, la *mésoglée*, membrane anhiste de $2\ \mu$ d'épaisseur en moyenne, se trouve réduite à $1/2\ \mu$ mais se distingue toujours très nettement.

L'ectoderme, dont l'épaisseur est de $75\ \mu$ sur le blastostyle, sécrète une cuticule externe de $1\ \mu\ 5$ d'épaisseur. Il est divisé en deux régions très inégales : une externe formée de cellules cylindriques de $30\ \mu$ de hauteur à protoplasme concentré autour du noyau, envoyant des ramifications nombreuses vers la partie profonde. Ce protoplasme est formé de *hyaloplasme* contenant, comme éléments figurés, des granulations acidophiles ainsi que de nombreuses vacuoles claires. Le noyau sphérique ou ellipsoïdal a $5\ \mu$ de diamètre et possède un gros nucléole très chromatique mais à centre clair, la chromatine étant concentrée à la périphérie du nucléole ; un fin réseau à mailles lâches et peu nombreuses porte les grains chromatiques dont quelques-uns sont accolés à la membrane du noyau. Entre les cellules épithéliales ectodermiques les pénétrant parfois, des nématocystes nombreux complètement développés.

La partie profonde de l'ectoderme a $45\ \mu$ environ de hauteur ; elle contient un très grand nombre de petites cellules embryonnaires à protoplasme le plus souvent étiré vers la *mésoglée*, rempli de fines granulations

très colorables. Leur noyau, très volumineux par rapport à la petite quantité de cytoplasme qui l'entoure, présente le même aspect que ceux de la couche épithéliale adjacente. Toutes ces petites cellules embryonnaires constituent le matériel de formation des cellules urticantes dont on trouve tous les stades de développement en nombre considérable, de la mésoglée vers l'extérieur. Un certain nombre de ces cellules embryonnaires situées à la partie la plus profonde, formeront les éléments épithélio-



FIG. II. Première ébauche du gonophore : évagination endodermique pleine. $\times 540$.

musculaires que l'on observe sous forme de fibres de $1\ \mu$ d'épaisseur en coupe transversale.

Au sommet de l'évagination endodermique l'ectoderme, qui n'a plus que $24\ \mu$ de hauteur, est réduit à la couche épithéliale de cellules cylindriques entre lesquelles des nématocystes complètement développés ; donc pas de petites cellules embryonnaires dans cette région. La couche embryonnaire médiane de KOROTNEFF, qui doit produire les éléments sexuels, n'existe pas. L'ectoderme est donc complètement *passif*.

L'endoderme est très nettement différencié de l'ectoderme, aussi bien dans la cavité gastro-vasculaire que dans le voisinage du futur gonophore.

Il présente de nombreuses villosités qui augmentent dans des proportions considérables sa surface digestive. Ces villosités sont formées par des cellules possédant des cils, bourrées de grosses sphérules lipoides provenant de la digestion et par des cellules glandulaires.

Dans l'évagination, l'endoderme forme une assise de cellules de 7 à 8 μ de hauteur, les deux bords réunis, la cavité de l'évagination devenant ainsi virtuelle. Leur noyau ne diffère en rien de celui des cellules ectoder-



FIG. III. Cellule endodermique, qui deviendra le *nodule médusaire*, se préparant à la mitose. $\times 540$.

miques sus-jacentes, mais leur cytoplasme est plus coloré, par suite de l'abondance de fines sphérules lipoides. Au fond de l'évagination, contre la mésogée, il est facile de constater la présence de quelques cellules endodermiques *interstitielles*. Une de ces cellules *interstitielles*, placée dans l'axe de l'évagination, sera la cellule *initiale* qui donnera naissance au *noyau médusaire*. Sa situation est donc parfaitement déterminée et si les auteurs qui se sont occupés de la question ne l'ont pas vue, c'est parce que ce stade est très fugitif.

Cette cellule initiale, de taille plus petite que les cellules épithéliales

endodermiques voisines, grossit considérablement (fig. III). Son cytoplasme devient très finement granuleux, son noyau double de volume et atteint $6\ \mu$ de diamètre. La pression exercée par cette cellule sur la mésoglée sus-jacente est telle que celle-ci se trouve réduite à une épaisseur infime, mais elle reste toujours bien visible et la séparation entre l'ectoderme et l'endoderme de l'évagination se trouve toujours assurée. Les fibres musculaires présentes sur toute la mésoglée font en ce point défaut.



FIG. IV. La cellule endodermique initiale s'est divisée en deux cellules. $\times 540$.

Cette cellule, ayant ainsi augmenté de taille, va se diviser par *Karyokinèse*. Le nucléole, d'abord très chromatique et contenant presque toute la chromatine du noyau, se décolore insensiblement. La partie centrale devient plus claire, sa chromatine se résout en grains, qui passent dans le noyau. Il s'organise ensuite un spirème qui se divise en chromosomes en V. Malgré de nombreuses recherches, il m'a été impossible de trouver le fuseau de division de la cellule initiale, mais l'aspect du noyau de cette cellule (fig. III) ne laisse aucun doute sur la future mitose de ce noyau.

La figure IV représente le stade à 2 cellules qui, très tôt, s'individua-

lisent des cellules environnantes. Leur cytoplasme plus finement granuleux et la formation d'une très mince membrane anhiste, indiquent l'ébauche du futur noyau médusaire.

Le stade à 4 cellules est dessiné fig. v. La coupe étant légèrement oblique, l'invagination forme un anneau de cellules creux, sa cavité réduite étant une partie de la cavité gastro-vasculaire ; d'ailleurs sur les coupes précédentes, elle est largement en communication avec celle-ci. Ici le *noyau médusaire* est déjà beaucoup plus individualisé, il a une forme sphérique et bien délimitée par une membrane anhiste, plus épaisse que

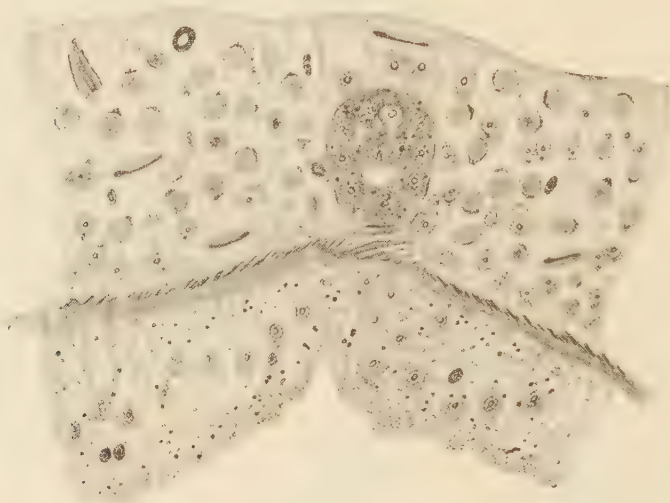


FIG. v. Stade à 4 cellules. $\times 540$.

dans le stade précédent. Ce noyau médusaire est formé d'un *syncytium* protoplasmique renfermant 4 noyaux turgescents. Sa masse augmente vite de volume, par apport de substances digestives assimilables passant par osmose, des cellules endodermiques qui l'entourent dans son intérieur. Il exerce ainsi une pression considérable sur l'ectoderme qui se trouve quelquefois réduit à zéro, la mésoglée venant s'appliquer contre la cuticule externe. Il peut arriver même que, sous l'effet d'une pression excessive du nodule médusaire, celui-ci éclate brusquement, déchire la mésoglée sus-jacente et alors les noyaux du nodule médusaire passent dans l'ectoderme, où on les retrouve épars, comme cela est représenté fig. vi. Il est facile de se rendre compte dans cette figure que les noyaux épars dans l'ectoderme ne ressemblent en rien aux noyaux des cellules ectodermiques

cylindriques voisines. Leur volume plus considérable, leur chromaticité plus grande, enfin leur cytoplasme plus dense et plus finement granuleux indiquent clairement que ce sont des noyaux endodermiques qui vont se diviser. D'autre part, la présence dans l'ectoderme à cet endroit, de sphérules lipoides digestifs qu'on ne trouve que dans l'endoderme et l'absence de mésoglée montrent qu'il y a eu sûrement rupture et projection d'éléments endodermiques dans l'ectoderme.



FIG. VI. Eclatement du nodule médusaire. $\times 540$.

L'ectoderme, déjà pressé fortement par l'évagination endodermique, formant une barrière résistante, le noyau médusaire turgescent va exercer

sa pression contre l'endoderme, moins résistant, placé au-dessous de lui. Il va donc refouler celui-ci vers la partie inférieure, de sorte qu'il finira par être complètement entouré par les cellules endodermiques de l'évagination. Dès lors, le noyau médusaire n'est plus en contact

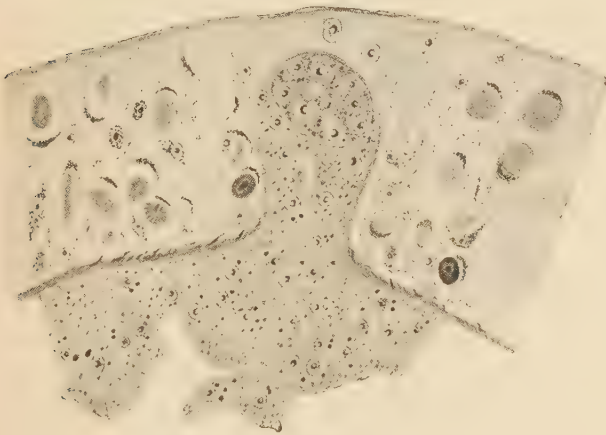


FIG. VII. Nodule médusaire au stade à 32 cellules. $\times 540$.

avec l'ectoderme que par une partie très rétrécie, située dans l'axe même de l'évagination, point où les deux languettes endodermiques latérales viennent se rejoindre. A ce stade le noyau médusaire est formé

par 32 cellules qui s'individualisent par formation de membrane de séparation (fig. VII). Le noyau médusaire n'est dès lors plus un *syncytium*. Ses cellules, recevant leurs matériaux nutritifs des cellules endodermiques qui les entourent, vont se mettre directement en contact avec elles ; pour cela, elles vont se presser les unes contre les autres, prendre ainsi une forme polygonale et délimiter une cavité centrale. Le nodule médusaire, d'abord plein, devient creux. La cavité centrale, formée par écartement des cellules qui constituent le noyau médusaire, est d'abord



FIG. VIII. Formation de la cavité du *nodule médusaire*. $\times 540$.

très petite ; elle s'agrandit, toutes les cellules du noyau médusaire se disposant en une seule assise ; le noyau médusaire devient ainsi *vésicule médusaire* qui s'aplatit à la partie inférieure (fig. VIII).

Sa cavité, d'abord sphérique, prend en coupe la forme d'un demi-cercle avec un diamètre inférieur formé d'une couche de cellules semblables à celles qui constituent les deux ailes latérales mais qui vont très tôt se différencier.

Jusqu'ici l'évagination qui n'intéressait que l'endoderme était visible extérieurement. A ce stade, par suite de la poussée de plus en plus forte du gonophore en développement, l'ectoderme se soulève et forme une saillie à l'extérieur ; ainsi le gonophore se montrera de plus en plus nettement.

La cavité demi-sphérique de la vésicule médusaire deviendra la *cavité sous-ombrellaire*.

La différenciation en gonophore mâle et gonophore femelle ne peut encore être faite. Rien n'indique, dans la structure des cellules de la vésicule médusaire, qu'on se trouve en présence de cellules *progerminales*. Elles se ressemblent toutes, ont l'aspect et la structure des cellules endodermiques du bourgeon.

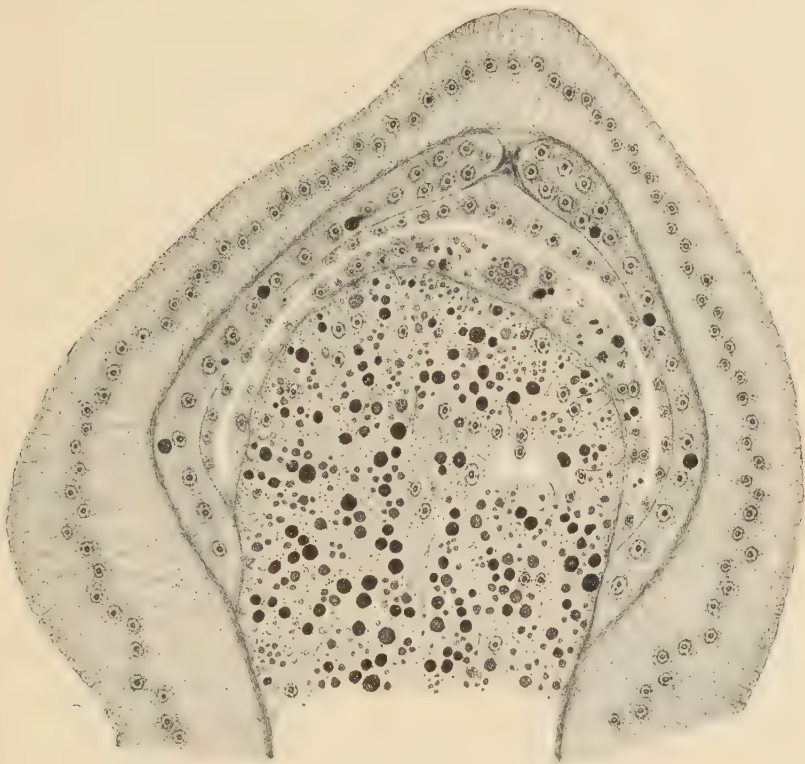


FIG. IX. Gonophore mâle au stade de début. $\times 540$.

A partir de ce stade, l'évolution du gonophore, dans le sens mâle ou dans le sens femelle, va avoir lieu.

a) FORMATION DU GONOPHORE MÂLE

Le gonophore mâle fait très tôt complètement saillie à l'extérieur, entouré par l'assise de cellules cylindriques externe, ne possédant plus de *nématocystes fonctionnels* (fig. IX). L'ectoderme du gonophore ainsi

réduit atteint encore 20 μ d'épaisseur, mais, au fur et à mesure que le développement progresse, il s'amincira de façon à constituer une enveloppe très mince et complètement aplatie. Les éléments épithélio-musculaires, se réduisent à de minces fibrilles partant de la mésoglée et formant un chevelu très caractéristique.

L'endoderme gastrique du gonophore a pris une extension considérable ; sa cavité s'est élargie et les cellules, en se multipliant activement, ont formé de nombreuses villosités qui la remplissent. Ces cellules sont bourrées de sphérules lipoides, formant un matériel nutritif très important pour le développement du gonophore. Cet endoderme gastrique produit une poussée vers l'extérieur donnant naissance au *manubrium*. Celui-ci refoule l'assise inférieure de la vésicule médusaire, réduisant ainsi la future cavité ombrellaire, à une fente en forme de croissant, qui se prolonge très bas sur la partie latérale. Les deux languettes endodermiques qui recouvrent latéralement la vésicule médusaire, subissent des transformations intéressantes. Sur l'axe du gonophore, ces deux languettes endodermiques, qui étaient simplement appliquées, se séparent par suite de la pression interne et le vide forme un entonnoir qui se remplit de substance anhiste ; puis, des deux côtés de cet entonnoir, les cellules de ces deux languettes prolifèrent, donnant naissance à deux massifs de cellules, qui se disposent chacun en deux couches de cellules. C'est la première ébauche du *canal circulaire* qui, d'abord aveugle, se creusera au stade suivant par écartement des cellules qui la constituent.

Dans la vésicule médusaire, les deux assises latérales de cellules se disposent en épithélium qui s'aplatit progressivement, sauf dans l'axe du gonophore où les cellules proéminent dans l'entonnoir. C'est l'*épithélium sous-ombrellaire*, qui se sépare de l'endoderme sus-jacent par la formation d'une mince couche anhiste de mésoglée. L'assise inférieure de la vésicule médusaire, refoulée par le spadice, épouse la forme de celui-ci en le coiffant. C'est cette assise de cellules qui va donner naissance aux éléments génitaux. Les premières transformations se produisent dans sa partie médiane. Alors que les parties latérales de cette assise restent minces, formées d'une seule assise de cellules, la partie médiane bourgeonne. On y distingue très nettement, une multiplication de noyaux ayant de 2 à 3 μ de diamètre. N'ayant pu observer une seule mitose dans ces petits éléments, et d'autre part, certains de ces noyaux possédant un nucléole chromatique double, je suis porté à croire que leur multiplication

se fait par *amitose*. La nutrition y est intense, elle se fait par osmose à travers la mésoglée, très mince à cet endroit.

Au stade suivant (fig. x), la lumière du canal circulaire s'est formée par écartement des cellules, la prolifération cellulaire s'est poursuivie latéralement, donnant deux languettes endodermiques à deux couches de cellules, au voisinage du canal circulaire, c'est l'ébauche des *canaux radiaux*, dont la lumière est *virtuelle*. Les noyaux des cellules progerminales

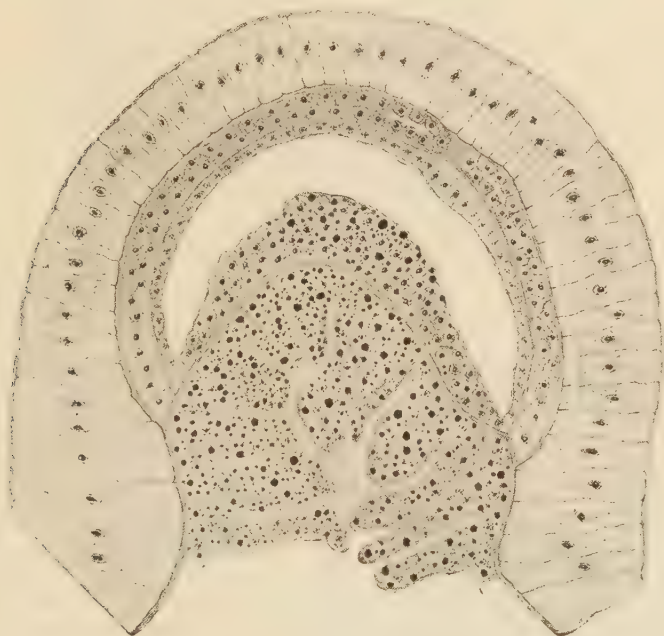


FIG. x. Gonophore mâle dans lequel apparaît la lumière du canal circulaire. $\times 340$.

ont continué leur multiplication, augmentant l'épaisseur de la partie centrale et se réfléchissant des deux côtés. Le cytoplasme s'isole autour de chaque noyau, formant de véritables *spermatogonies*. Cette partie centrale présente tout à fait l'aspect de l'endoderme gastrique sous-jacent par la grande quantité de matériaux nutritifs qu'elle contient. Le noyau des spermatogonies présente un nucléole très chromatique à centre clair et quelques chromioles sur la membrane et le fin réseau nucléaire. La couche de spermatogonies augmente rapidement de volume (fig. xi). Ce sont ici les dernières générations, car on y rencontre des stades *synapsis* nombreux caractérisant le *spermatocyte I*.



FIG. XI. Gonophore mâle : la masse germinale formée de spermatogonies s'épaissit. $\times 340$.

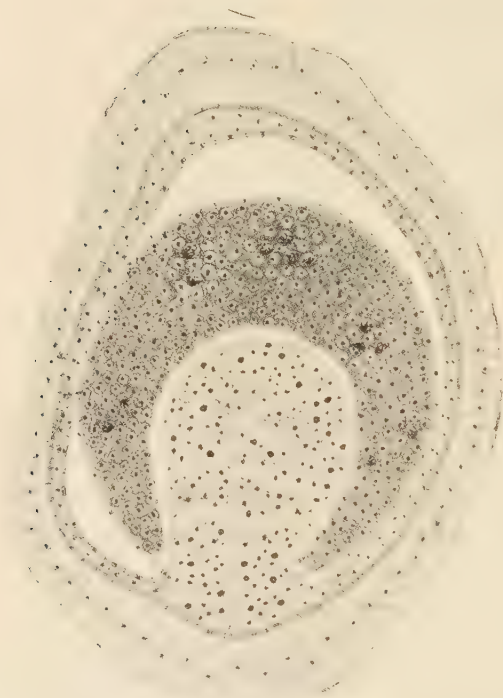


FIG. XII. Gonophore mâle dont la masse germinale est formée de spermatocytes I. $\times 340$.

Le gonophore de la *Myriothele* est un matériel très peu favorable, pour l'étude de l'évolution de la *spermatogénèse*. Etant donné les faibles dimensions des éléments génitaux, les diverses mitoses caractéristiques de ces éléments ne peuvent, faute de grossissements optiques suffisants, être débrouillées convenablement. Nous pouvons cependant dire que dans la figure XII la masse génitale, qui s'est considérablement développée, est formée par des spermatocytes I. Déjà cette masse génitale a différencié, à sa partie externe, une

mince épithélium, reconnaissable à ses noyaux espacés, reliés par une bande plus mince de cytoplasme. Les éléments génitaux forment donc un tissu nettement délimité à la partie externe, par cet épithélium et du côté interne par une mésoglée très mince qui les sépare de l'endoderme. Le développement intense de toute la masse génitale est assuré par l'endoderme gastrique, les substances assimilables passant, de la



FIG. XIII. Gonophore mâle dont la cavité germinale est pleine de *spermatocytes II*. $\times 240$.

cavité gastrique dans l'endoderme qui en est bourré et de l'endoderme par osmose, à travers la mésoglée, jusqu'aux éléments génitaux.

La figure XIII représente un gonophore mâle qui a acquis ses dimensions définitives et est réuni au blastostyle par un pédoncule mince. Il a $300\ \mu$ de diamètre et est rempli d'éléments très petits ayant à peine $3\ \mu$ de largeur. Ce sont les *spermatocytes II*, dont tous les noyaux sont synchroniquement au stade *spirème*, à *chromosomes monovalents*, ayant déjà subi la

réduction chromatique. Ils vont donner les *spermatides* que l'on voit sous formes de cellules dont les noyaux ont $1\ \mu\ 5$ de diamètre, apparaître à la partie externe de la masse génitale et se continuer vers l'intérieur.

La *spermiogénèse* est très difficile à observer ; on voit seulement dans



FIG. XIV. Gonophore mâle mûr rempli de *spermatozoïdes*. $\times 340$.

un gonophore mâle mûr (fig. XIV) une infinité de *spermatozoïdes* formés d'une tête très chromatique et piriforme de $1\ \mu$ de longueur à l'arrière de laquelle se trouve un centrosome colorable, d'où part un *flagelle* très long formant l'axe de la queue du spermatozoïde qui peut atteindre $20\ \mu$. Ces spermatozoïdes sont groupés en faisceaux à queues parallèles et dans les différentes directions.

b) FORMATION DU GONOPHORE FEMELLE

Le gonophore femelle se différencie du gonophore mâle par son évolution beaucoup plus lente et le nombre de ses produits génitaux beaucoup moins grand.

Dès que la vésicule médusaire a pris la forme d'une demi-sphère,



FIG. XV. Gonophore femelle au stade de début de sa différenciation. $\times 540$.

alors que le gonophore fait une saillie peu prononcée à l'extérieur, on voit les cellules épithéliales, qui constituent le plancher de la vésicule médusaire, s'allonger en hauteur (fig. xv), puis se diviser, par mitose, pour donner plusieurs couches de cellules. C'est déjà la *masse germinale* qui se différencie en deux catégories de cellules ; les unes qui ont les noyaux plus petits et leur cytoplasme moins finement granuleux, formeront l'épithélium externe du futur spadice ; les autres, situées en profondeur, en contact avec la mésoglée très mince sous-jacente, ont des noyaux beaucoup plus gros et plus chromatiques ; ce sont les *cellules-mères* des futurs éléments

génitaux, ce sont des *ovogonies*. Au fur et à mesure que ces ovogonies deviennent plus nombreuses, l'endoderme gastrique sous-jacent, composé de cellules cylindriques voit ces cellules s'allonger, se diviser et donner naissance aux très nombreuses villosités qui s'emparent des particules assimilables contenues dans la cavité gastrique.

A ce stade (fig. xvi), se forme par évagination des cellules endoder-

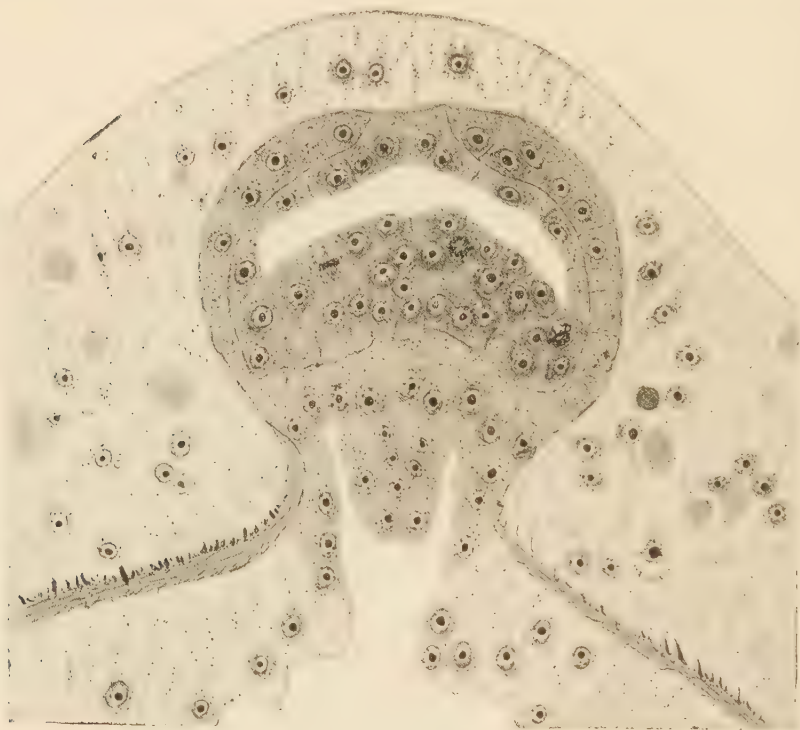


FIG. XVI. Gonophore femelle : division des *ovogonies*. $\times 540$.

miques de la cavité gastrique, le *manubrium*. Celui-ci, en refoulant le plancher de la vésicule médusaire, réduit d'une façon sensible la cavité de la cloche, qui devient virtuelle, mais en revanche, augmente d'une façon très considérable la surface d'absorption pour les éléments génitaux. Le gonophore fait maintenant complètement saillie à l'extérieur, formant une sphère pleine de 500 à 700 μ de diamètre. La paroi externe est constituée par un ectoderme cubique très net, sans nématocystes et dont les éléments épithélio-musculaires, sont relégués dans la mésoglée du pédicule du gonophore. L'endoderme est formé de deux assises, délimitant le canal

circulaire et le début des canaux radiaires dans le gonophore mâle. Dans le gonophore femelle, cet endoderme est moins évolué, formant une seule assise de cellules aplaties, sans vestige du canal circulaire et radiaire. Immédiatement en dessous, on trouve l'ancienne vésicule médusaire, dont les deux parois latérales sont unies aux couches précédentes, pour former la paroi externe de la cloche. La cavité de la cloche est, à peu



FIG. XVII. Gonophore femelle dont la cavité germinale est remplie d'ovocytes I. $\times 100$.

près, virtuelle ; les *ovogonies*, en nombre considérable, ayant rempli l'espace libre, entre l'épithélium sub-ombrelaire et le manubrium. Elles forment ainsi une masse ayant en coupe sagittale la forme d'un croissant de $130\ \mu$ de largeur. Elles ont pris la forme polygonale, en se pressant les unes contre les autres, par leur multiplication et leur accroissement propre.

A ce stade (fig. XVII), le gonophore ne contient que des *ovocytes* I. L'ovocyte I est un gros élément de $30\ \mu$ de diamètre, possédant un gros noyau ou vésicule germinative légèrement excentrique de $15\ \mu$ de diamètre

et une tache germinative de 7 à 8 μ de diamètre, formée de chromatine massive. Autour de la tache germinative, une zone très claire, sans aucune différenciation apparente, puis un réticulum très finement serré, portant des chromioles assez nombreux, contre la membrane nucléaire. Un certain nombre de ces grains chromatiques paraissent avoir passé de l'intérieur du noyau dans le cytoplasme, car on les trouve en nombre assez considérable fixés à la face externe, ou à peu de distance, de la membrane nucléaire.

Le cytoplasme paraît formé d'un fouillis filamenteux (*mitochondries*) à filaments entremêlés excessivement fins, délimitant un réseau inextricable de très fines alvéoles remplies de *hyaloplasme*. De ci, de là, dans le voisinage du noyau, des grains chromatiques qui paraissent avoir été expulsés de celui-ci.

§ II. — Historique et critique

Un très petit nombre d'auteurs se sont occupés de la *Myriothele* et en ont étudié les premiers stades du développement.

ALLMAN (G.-J.) (1875), le premier, reconnaît avec raison que l'ébauche du gonophore se montre sous l'apparence d'une petite évagination de l'endoderme du blastostyle qui repousse l'ectoderme, mais reste toujours séparée de lui par la mésoglée. L'extrémité du diverticule endodermique donne naissance à une masse sphérique qu'ALLMAN appelle la *chambre gonogénétique* (qui correspond au *glockenkern*) entourée d'une assise de cellules endodermiques (qui correspond à la lamelle endodermique), qui la sépare de l'ectoderme du diverticule. La chambre gonogénétique est d'abord remplie d'un protoplasme contenant quelques granulations très petites. Ce stade est, en réalité, le nodule médusaire, formé d'un syncytium renfermant quelques noyaux qu'ALLMAN n'a pas vus.

Le bourgeon augmente de volume, la chambre gonogénétique s'accroît, en refoulant devant elle l'ectoderme ; l'endoderme forme saillie de chaque côté, tandis que son plancher devient convexe, montrant en coupe la forme d'un croissant.

Un très petit orifice se forme au sommet de la chambre gonogénétique, entouré par les cellules endodermiques larges et à pigment noir, mais au-dessus l'ectoderme est imperforé. Le gonophore est encore indifférencié. Dans le gonophore femelle, une couche de protoplasme, très dense sur le plancher, tapisse la surface interne de la chambre gonogénétique, tandis que le centre est rempli de liquide clair. Les noyaux apparaissent sous la

forme de corps minuscules très clairs. Le *spadice*, corps creux et conique, est formé par le plancher qui se projette en avant. La chambre gonogénétique se remplit uniformément d'une masse plasmatique paraissant consister en une multitude de très petits noyaux, entourés de protoplasme très fin, formant la *masse germinative*, séparée de l'endoderme environnant par une membrane hyaline très délicate. Alors, le protoplasme s'individualise autour de chacun des noyaux, chez lesquels le nucléole apparaît. La chambre gonogénétique est, à ce moment, remplie de cellules présentant toutes les caractéristiques des véritables *cellules-œufs*, avec vésicule germinative et tache germinative. Ces éléments grossissent, se pressent les uns contre les autres et prennent la forme polyédrique, puis se libèrent et prennent la forme ovale, la tache germinative présentant un nucléolule bien défini.

En résumé, d'après ALLMAN, les œufs de la *Myriothèle* sont d'origine endodermique, mais il ne nie pas qu'ils puissent se développer aux dépens de l'ectoderme, dont les éléments pénétreraient de l'extérieur dans la chambre gonogénétique par la petite ouverture supérieure de la lamelle endodermique. L'erreur d'ALLMAN vient de ce que son stade de début du gonophore est déjà un stade avancé ; ses moyens d'observation ne lui ayant pas permis de reconnaître, dans un stade plus jeune, les noyaux du syncytium du nodule médusaire. Quant à la cavité centrale de la vésicule médusaire, qui devient la cavité de la cloche, elle passe inaperçue.

KOROTNEFF (A.) (1880), avant toute ébauche d'évagination, reconnaît les cellules initiales du développement des produits génitaux, sous la forme de grandes cellules endodermiques granuleuses, cubiques ou polygonales, placées contre la mésoglée. Ces cellules se divisent, formant un amas considérable qui refoule la mésoglée et l'ectoderme en dehors, formant une sorte de bourgeon entièrement endodermique. A mesure que ce bourgeon grossit, l'ectoderme qui le recouvre devient plus mince et se réduit à une simple assise de cellules épithéliales. Les éléments périphériques du bourgeon s'allongent et forment une sorte de calotte à sa périphérie.

Les cellules centrales se délimitent des cellules sous-jacentes par une couche de substance anhiste. Les cellules périphériques de l'amas se remplissent de granulations très réfringentes et deviennent l'ébauche de la future enveloppe de l'œuf. Les cellules centrales se multiplient et seront toutes employées à la formation de l'œuf. Les produits génitaux mâles sont homologues des produits femelles, c'est-à-dire qu'ils se développent également aux dépens de l'endoderme.

KOROTNEFF conclut en disant : « Nous pouvons dire avec certitude absolue que les produits génitaux mâles et femelles se développent aux dépens d'éléments embryonnaires de l'endoderme. »

Ainsi donc, KOROTNEFF ne voit pas se former l'évagination endodermique creuse de la première ébauche du gonophore, ni se creuser le massif de cellules, dont la cavité deviendra la cavité de la cloche, de sorte que son gonophore ne possède ni épithélium sus-ombrelle, ni épithélium sous-ombrelle.

Dans un nouveau travail sur la *Myriothèle*, KOROTNEFF (1888) change complètement d'avis sur l'origine des produits génitaux, qu'il dit maintenant être formés aux dépens de l'ectoderme. Il décrit les plus jeunes stades, qu'il n'avait pu voir dans ses recherches antérieures. Une évagination endodermique creuse pénètre de plus de la moitié toute l'épaisseur de l'ectoderme. Celui-ci comprend trois couches de cellules : *épithéliale*, *embryonnaire* et *musculaire*. L'assise embryonnaire forme les éléments génitaux, c'est une agglomération de cellules, dont la centrale, très grosse, granuleuse, a un noyau volumineux, c'est la *cellule germinative primordiale*, entourée par les *cellules vitellines primitives*. Le noyau médusoïde se forme ensuite, composé d'une masse ectodermique entourée par l'endoderme qui s'est accru autour d'elle, sauf au sommet. Ce noyau médusoïde est creux et sa cavité s'allonge obliquement. La cellule génitale primordiale se divise pour donner les *cellules germinatives*, entourées complètement par les *cellules vitellines* ; les cellules germinatives se séparent, par suite de la multiplication des cellules vitellines. La cavité de l'ombrelle devient virtuelle, sous forme de fente qui sépare l'épithélium sub-ombrelle de la masse de l'œuf futur. Le spadice se forme ensuite.

En résumé, KOROTNEFF, dans ce second travail, fournit sa figure 1, planche I, qui paraît très démonstrative, ainsi dessinée. Je possède, dans mes nombreuses coupes, des stades semblables, mais après un examen approfondi, il est facile de voir que ce qu'il représente comme cellules vitellines entourant la cellule germinale primitive sont en réalité les cellules endodermiques, délimitées extérieurement de l'ectoderme, par une mésogée excessivement amincie par la pression de l'évagination endodermique.

Sa *cellule germinale primitive* n'est plus en réalité que *sa cellule interstitielle*, située dans le plan médian de la couche sagittale, qui devient la cellule initiale du glockenkern. D'ailleurs, sa figure 2, planche I, qui représente l'invagination ectodermique, nous montre déjà un nodule médusaire possédant une cavité centrale, alors que le nodule médusaire

apparaît toujours comme un massif plein de cellules qui se creuse plus tard. Ce stade, que KOROTNEFF donne comme stade de début, est un stade avancé et l'ouverture du sommet de l'évagination endodermique n'est pas produite par la poussée ectodermique, mais bien par le développement intense du nodule médusaire. Il est facile de se rendre compte que, dans le nodule médusaire nouvellement formé, encore privé de cavité centrale, toutes les cellules qui le constituent ont même volume, même aspect et qu'il ne peut être fait une distinction en cellules [vitellines et cellules génitales. Ce n'est que beaucoup plus tard, après la formation de la cavité de la cloche, que la distinction en cellules épithéliales bordant cette cavité et cellules génitales pourra être faite. Jamais il n'apparaîtra de cellules vitellines.

HARDY, W.-B.) (1891) décrit chez la *Myriothèle* une multiplication par bourgeonnement et une reproduction sexuée.

Avant que la reproduction sexuée soit bien visible, il se forme, au point où le corps de la *Myriothèle* émerge du stolon, une série de bourgeons à des stades variés, par un processus remarquable. Là où va se former un bourgeon, les cellules ectodermiques prolifèrent et forment une masse saillante de tissu amorphe. La mésoglée disparaît et les cellules endodermiques se multiplient, très activement, en proliférant vers l'endoderme. Il se forme, de la sorte, un *blastème* composé d'éléments ectodermiques et endodermiques intimement mêlés et dans lequel il est impossible de reconnaître les limites de l'ectoderme et de l'endoderme. Les cellules de ce *blastème* se chargent de sphérules nutritives, ressemblant à celles de l'endoderme gastrique. Finalement, l'évagination forme une masse ronde, semblable à un gros œuf, fixée par son court pédoncule. Ce bourgeon se sépare un peu plus tard du corps de la mère mais y reste fixé, par une espèce de *suçoir*, jusqu'à sa différenciation en jeune *Myriothèle*.

Le début de la formation du gonophore est absolument semblable à celui du bourgeon car, d'après HARDY, le gonophore est un vrai bourgeon qui, comme les autres, dérive d'un *blastème*, provenant de la fusion d'éléments ecto et endodermiques. Dans la masse du bourgeon, se différencie un groupe de cellules germinales primitives, qui émigrent au-dessous des cellules cylindriques superficielles de l'endoderme, formant une calotte à l'ectoderme et à l'endoderme confondus. Au stade suivant, les cellules germinales s'isolent en s'entourant de mésoglée. Bientôt, le gonophore mâle se différencie du gonophore femelle, par la rapide prolifération des éléments génitaux.

En résumé, HARDY voit le gonophore apparaître comme un bourgeon curieusement modifié, dans lequel les éléments germinatifs préexistent, sous forme de cellules libres logées dans les tissus de l'adulte et se déplacent seulement dans le bourgeon abortif, qui est pour eux l'endroit de leur développement final.

Sur des milliers de coupes que j'ai examinées, j'ai vu une seule fois (fig. VI), la rupture brusque de la mésoglée et le mélange de cellules ectodermiques et endodermiques se produire. Est-ce là un *blastème* ? Non, car les éléments endodermiques et ectodermiques sont toujours facilement discernables. Peut-être, est-ce un cas semblable qu'a voulu décrire HARDY, mais, à mon avis, il est excessivement rare, tandis que, sur une coupe quelconque de *Myriothèle*, on trouve toujours des stades très jeunes et nombreux où la mésoglée est simplement refoulée, amincie à l'extrême, mais jamais déchirée. En réalité, HARDY n'a pas vu ces jeunes stades et le nodule médusaire qu'il représente (fig. 11, pl. XXXVI) comme stade *initial* est un nodule médusaire *avancé*, dans lequel les cellules germinales femelles sont déjà nombreuses. Les cellules de la lamelle endodermique, qui entourent le nodule médusaire, ne prennent pas, comme HARDY l'affirme, les caractères des cellules ectodermiques placées au-dessus ; elles s'en distinguent toujours par la présence d'un matériel nutritif formé de granulations lipoides très nombreuses.

Quant à la multiplication par bourgeonnement, décrite par HARDY, je n'ai jamais observé rien de semblable. Je possède quelques exemplaires de *Myriothèles doubles*. L'hydrorhize et la région inférieure de l'hydranthe sont communs. Partant de cette région commune, deux gonosomes, avec blastostyles et gonophores à tous les états de développement ; puis deux régions tentaculaires, avec tentacules très nombreux. Il est certain que, dans une *Myriothèle* normale, un blastostyle inférieur peut prendre un grand développement et donner ainsi une *Myriothèle double*, mais le cas est rare, doit être considéré comme *tératologique* et non homologable à une multiplication par bourgeonnement.

§ III. — Conclusion

En résumé, la première ébauche du gonophore se présente *toujours*, chez la *Myriothèle*, comme une évagination creuse de l'endoderme, en un point quelconque du blastostyle, évagination qui pénètre profondément dans l'ectoderme qui reste absolument *passif*. La mésoglée qui sépare les

deux feuillets primitifs est, en ce point, tellement pressée qu'elle apparaît comme une simple ligne de démarcation, ne contenant plus d'éléments épithélio-musculaires.

Le nodule médusaire ou *glockenkern* prend naissance aux dépens d'une cellule *interstitielle* ou de *régénération* endodermique, dont la situation est bien déterminée à l'avance ; elle est placée dans le plan médian de la coupe sagittale de l'évagination endodermique. Cette cellule initiale se divise par mitose, et donne un *bourgeon plein*, qui s'isole par la formation d'une mince couche anhiste.

Ce nodule grossit, par rapport de substances assimilables de l'endoderme gastrique ; toutes ses cellules se pressent pour venir à sa périphérie, délimitant une cavité centrale, qui devient la *cavité de la cloche*. D'abord sphérique, cette cavité s'aplatit, par pression de l'endoderme sous-jacent, qui forme le *spadice* et prend la forme d'un croissant. Il se forme, par prolifération de la lamelle endodermique, l'ébauche du *canal circulaire* et des *canaux radiaires*.

Puis la différenciation, en gonophore *mâle* ou gonophore *femelle*, se produit. Les cellules génitales mâles prennent naissance aux dépens de la couche épithéliale qui coiffe le spadice. Les noyaux se multiplient d'abord, semble-t-il, par *amitose*, pour donner les *spermatogonies*. Puis la masse génitale augmente, pendant que l'épithélium supérieur du nodule médusaire s'aplatit, pour former l'*épithélium sub-ombrellaire*. Les cellules génitales mâles prennent donc naissance « *in situ* ». Etant donné la taille très petite des éléments génitaux, l'étude de la *spermatogénèse* présente de grandes difficultés. Cependant, on reconnaît les différents stades : *spermatocytes* I et II, *spermatides* et *spermatozoïdes* à queue très longue. Cette évolution progresse de l'extérieur du gonophore vers l'intérieur.

Le gonophore femelle se distingue aisément du gonophore mâle par le nombre bien moindre des éléments génitaux. Les cellules génitales femelles donnent des *ovogonies* directement, par *mitose*. Ces ovogonies se multiplient et prennent une taille considérable, pour donner les *ovocytes* I.

Le *manubrium* apparaît plus tard dans le gonophore femelle que dans le gonophore mâle. Le gonophore femelle est d'ailleurs *moins évolué* : pas trace de canal circulaire, ni de canaux radiaires. L'endoderme gastrique du spadice du gonophore femelle est toujours plus développé, présentant de nombreuses villosités qui remplissent presque complètement la cavité gastrique du gonophore. Cela tient évidemment à la quantité considérable de matériel nutritif que les ovocytes élaborent.

CHAPITRE V

FORMATION DE L'ŒUF

§ I. — Recherches personnelles

Lorsque le gonophore femelle a acquis sa taille définitive, il atteint près d'un millimètre de diamètre. La moitié de son volume est occupée par l'endoderme gastrique, dont les nombreuses villosités, remplissent la cavité digestive ; l'autre moitié, en forme de croissant, coiffe complètement le spadice et est constituée par des ovocytes, présentant tous la même taille et la même structure. Enfermés dans une cavité close limitée à la partie supérieure et latéralement par l'épithélium sous-ombrelle très mince, à la partie inférieure par la mésoglée et l'endoderme du spadice, ils ont pris, en se pressant les uns contre les autres, la forme polygonale. Si, sur les figures XVII et XVIII, ils paraissent libres et présentent des prolongements que l'on pourrait croire amœboïdes, cela tient à la brutalité du fixateur et des déshydratations successives, qui ont rétracté le cytoplasme excessivement délicat des ovocytes, produisant entre eux des vides très réguliers.

Le gonophore femelle est alors fixé sur le blastostyle, par un pédicule court et étroit, au niveau duquel l'endoderme est formé de cellules presque cubiques, sans villosités.

La formation de l'œuf définitif aura lieu suivant deux modes complètement différents :

1° L'œuf aura comme point de départ, une cellule parfaitement déterminée par sa situation, cellule qui grossira d'abord, puis se fusionnera progressivement avec les cellules voisines, situées à droite et à gauche, laissant une écorce externe d'ovocytes, qui ne se fusionnent qu'en dernier lieu.

2° L'œuf aura comme point de départ plusieurs cellules, placées contre le spadice, cellules qui grossiront d'abord, pour former quelques *plages* ou *aires* (dix au maximum), complètement séparées. Puis, chacune de ces plages deviendra un véritable *plasmode* en se fusionnant avec les ovocytes voisins. Les diverses plages viendront en contact, séparées par une mince lame anhiste, qui disparaîtra progressivement du centre vers la

périphérie, les derniers vestiges se rencontrant toujours à la surface de l'œuf définitif qui, lui-même, sera entouré directement par une mince enveloppe mésogléenne.

a) PREMIER MODE DE FORMATION DE L'ŒUF

De très bonne heure, l'ovocyte situé dans l'axe du gonophore, contre le spadice, acquiert une taille considérable (fig. XVIII); il a 40 μ de diamètre,



FIG. XVIII. Différenciation dans le gonophore femelle de l'ovocyte privilégié qui donnera l'œuf définitif. $\times 240$.

alors que les ovocytes voisins ont à peine 12 μ ; son cytoplasme, très finement granuleux, se vacuolise dans sa portion centrale, lui donnant une structure alvéolaire, à mailles très fines, dans la partie périphérique. Quelques éléments figurés, sous forme de grains basophiles, apparaissent dans son intérieur. Le noyau (fig. 1, pl. I) a considérablement augmenté de volume; il a 15 μ de diamètre, celui de l'ovocyte normal étant de 6 μ il est sphérique, bien délimité par une membrane nucléaire nette, sur la-

quelle sont fixés de nombreux fins grains chromatiques. Il possède un réseau à mailles serrées, sur lequel de fins granules chromatiques de même taille, à côté de grains plus gros. Enfin un gros nucléole de 4 μ de diamètre, légèrement excentrique chez l'ovocyte normal, mais qui, ici, a émigré contre la membrane nucléaire.

Au stade suivant (fig. 2, pl. I), l'œuf a déjà 100 μ de diamètre moyen; sa face inférieure, la plus large, est intimement appliquée contre le spadice, par l'intermédiaire duquel il reçoit les matériaux nutritifs nécessaires à son développement. Quelques ovocytes voisins se sont fusionnés avec

lui, car dans l'intérieur de son cytoplasme, on reconnaît, quoique très profondément modifiés, quelques noyaux en *Karyorhexis*. La membrane de ces noyaux a complètement disparu et la chromatine, constituée de filaments moniliformes, se présente en quelques amas qui s'enchevêtrent et finalement se résolvent en fins granules, qui passent dans le cytoplasme de l'œuf, qui n'est plus nettement vacuolaire. Le noyau de l'œuf a quitté la position centrale qu'il avait au stade précédent, pour se rapprocher de la périphérie du côté supérieur : il a maintenant $24\ \mu$ de diamètre. Son nucléole, sphérique et fortement chromatique auparavant, devient ovoïde achromatique et prend une coloration grisâtre, un peu plus foncée sur les bords. C'est qu'en effet il est facile d'assister à l'émission de la sphère chromatique nucléolaire, en parcelles de différentes tailles, qui passent dans le suc nucléaire et renforcent la chromatité générale du noyau.

Les ovocytes qui avoisinent immédiatement l'œuf, subissent son influence. Leur contour devient moins apparent et leur noyau commence à dégénérer,

avant la fusion. La membrane nucléaire disparaît, la chromatine plus colorée forme une dizaine de masses étoilées, à prolongements arborescents. Dans le nucléole, formant d'abord une sphère chromatique homogène, apparaissent de nombreux nucléolules, à centre plus clair que leur périphérie, puis ce nucléole disparaît sur place, sans laisser de trace visible.

Dans le stade suivant (fig. 3, pl. I), nous voyons le passage du nucléole de l'œuf, à travers la membrane nucléaire. Il est donc expulsé dans le cytoplasme, où nous le perdons de vue. Ce cytoplasme présente de nombreux éléments figurés, sous la forme de grains basophiles. Ce sont évidemment les *pseudocellules* du stade précédent, dont la chromatine complètement dégénérée, s'est réduite en grains plus ou moins visibles.

A partir de ce moment (fig. XIX), l'œuf grossit par addition du cyto-

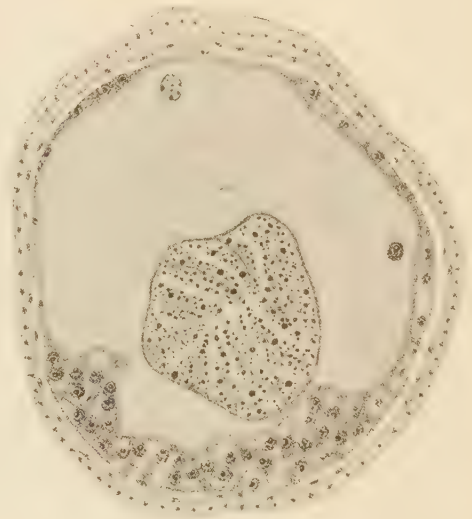


FIG. XIX. Œuf en accroissement (1^{er} mode de formation)
× 80.

plasme des ovocytes voisins. Il s'étend, comme un amibe gigantesque, autour du spadice qu'il finit par entourer complètement. Toute la partie externe du gonophore présente encore des ovocytes qui seront finalement englobés. Les noyaux de ceux-ci, peu dégénérés, resteront très longtemps reconnaissables, constituant les *pseudocellules*. L'œuf complètement développé, s'entoure d'une membrane anhiste de $2\ \mu$ d'épaisseur, qui se colore comme la mésogée. Appliqué intimement contre toute la surface digestive du spadice, l'œuf reçoit une grande quantité de matériaux nutritifs, qui augmentent considérablement son volume. Retenu extérieurement par la paroi du gonophore qui s'aplatit de façon à constituer une couche très mince, mais à 3 assises de cellules toujours reconnaissables, il exerce une pression très forte sur le spadice, qu'il refoule complètement vers la cavité du blastostyle. Le gonophore est, à ce moment, entièrement rempli par l'œuf qui a 1 mm. de diamètre. Son cytoplasme, très finement alvéolaire, contient de nombreux granules basophiles provenant de la dégénérescence complète, par *karyorhexis*, des noyaux des ovocytes englobés et enfin de nombreuses *pseudocellules*, provenant des noyaux légèrement dégénérés des derniers ovocytes englobés.

Le noyau de l'œuf complètement développé (fig. 4, pl. I) s'est encore rapproché de la périphérie, dans le plan médian du gonophore. Il mesure maintenant $50\ \mu$ de diamètre et est à $10\ \mu$ de distance de la surface. Il est entouré d'une auréole cytoplasmique très fine. La membrane nucléaire, bien colorée, porte de nombreux grains chromatiques, très petits. Un réseau délicat, à travées nombreuses, contient un suc nucléaire incolore et porte une infinité de granules chromatiques en chaîne ou isolés. Il y a un certain nombre (une vingtaine au moins) de nucléoles chromatiques sphériques, ayant $1\ \mu\ 5$ de diamètre. Certains d'entre eux deviennent incolores, leur chromatine passant, en fins grains, sur les travées du réseau. Finalement, on peut voir le noyau de l'œuf renfermant ces mêmes nucléoles devenus complètement achromatiques.

b) SECOND MODE DE FORMATION DE L'ŒUF

Ce mode de formation est beaucoup plus fréquent que le précédent. L'œuf commence déjà à se former, que la partie inférieure des deux culs-de-sac latéraux du gonophore, est encore remplie d'ovogonies en multiplication active. L'on voit, en effet (fig. xx), à la partie supérieure d'abord.

puis sur les parties latérales du gonophore, tout contre le spadice, un certain nombre (cinq au plus) de zones cytoplasmiques séparées et à contours très nets. Elles ressemblent à des ovocytes qui auraient doublé de volume et contiennent 2 ou 3 noyaux qui s'accolent l'un à l'autre, donnant à s'y méprendre l'illusion d'un noyau d'ovocyte, divisé par amitose. En regardant attentivement, l'on voit ces noyaux chevaucher les uns sur les autres, et d'ailleurs à un stade plus avancé on voit (fig. xx),



FIG. XX. Formation de l'œuf au moyen de *plages cytoplasmiques* (2^e mode de formation). $\times 80$.

dans une de ces aires cytoplasmiques, un plus grand nombre de noyaux accolés les uns aux autres, comme des grains de raisins. Chaque aire cytoplasmique, est donc formée d'abord, par la fusion du cytoplasme de 2 ovocytes dont les noyaux légèrement dégénérés persistent un certain temps. Ces aires grossissent, non par vacuolisation de leur cytoplasme, mais par addition, ou de nouveaux ovocytes isolés, ou de petites aires formées postérieurement. Dans chacune d'elles, le noyau central subit peu

de modifications. Il se présente (fig. xx), entouré d'une couche cytoplasmique très fine, contenant des grains basophiles expulsés du noyau. La membrane légèrement plissée est bien colorée, son réticulum peu visible, tandis que le nucléole forme une sphère chromatique très homogène et non vacuolisée. Le suc nucléaire est incolore et la chromatine, rassemblée en quelques blocs irréguliers, présente des arborescences qui s'entrecroisent.

Les autres noyaux des ovocytes englobés subissent une dégénérescence immédiate et complète. La chromatine du nucléole passe dans le noyau en grains plus ou moins gros ; la membrane disparaît et ce noyau se résout en un certain nombre de sphérules de différentes tailles, qui se transforment finalement en granules.

Bientôt ces aires cytoplasmiques absorbent tous les ovocytes de la partie centrale et alors le spadice est coiffé par ces aires, accolées l'une à l'autre, mais séparées par une lame anhiste (fig. XXI). A ce stade, le gonophore contient à sa base 5 ou 6 *aires plasmodiales*, possédant chacune un noyau. Chaque aire donne l'impression d'un œuf parfait, avec sa vésicule

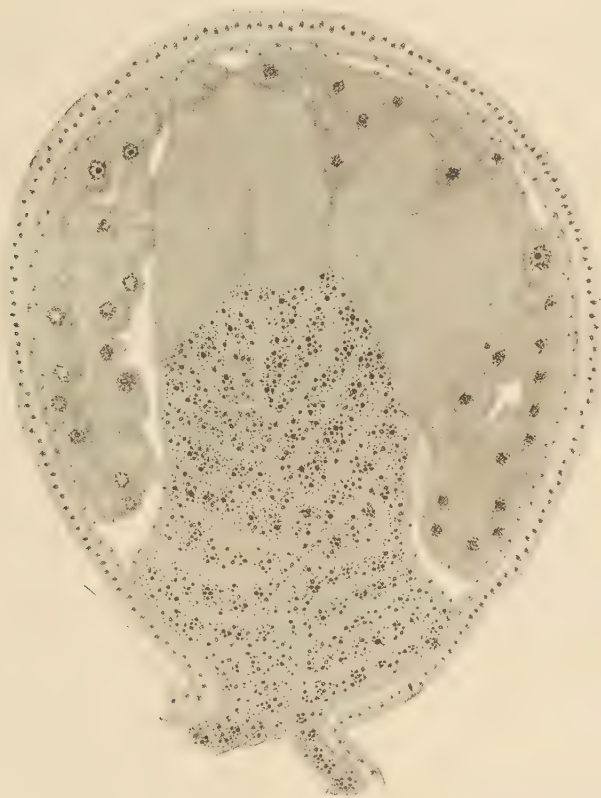


FIG. XXI. Les zones cytoplasmiques se sont accolées, mais restent séparées par une membrane anhiste. $\times 80$.

et sa tache germinative. Ces aires sont recouvertes extérieurement par une calotte d'ovocytes, non encore transformés. Ceux-ci ne tardent pas cependant à se fusionner, le plus souvent deux à deux et à être finalement englobés. Comme dans le premier stade de formation, leurs noyaux ne dégénéreront pas complètement et constitueront les *pseudocellules*. L'œuf a alors la forme d'une calotte épaisse, qui recouvre le spadice et est ainsi divisé entièrement, par des rayons complets, allant du spadice à

l'épithélium sous-ombrelle, en 5 ou 6 tranches très régulières. La fusion de ces aires plasmodiales entre elles commence au niveau du spadice, et s'étend vers l'extérieur (fig. xxii). Pendant ce temps, la nutrition de l'œuf excessivement active augmente beaucoup son volume et l'œuf, ne pouvant s'étendre extérieurement, repousse le spadice et finit par le refouler complètement dans la cavité gastrique du blastostyle. A ce moment, les membranes anhistes de séparation des différentes aires plasmodiales ont disparu. L'un des noyaux des ovocytes, situé dans le plan de symétrie du gonophore a subsisté, sans altération sensible. Il a augmenté de volume et prend l'aspect caractéristique, déjà décrit, du noyau de l'œuf complètement développé.

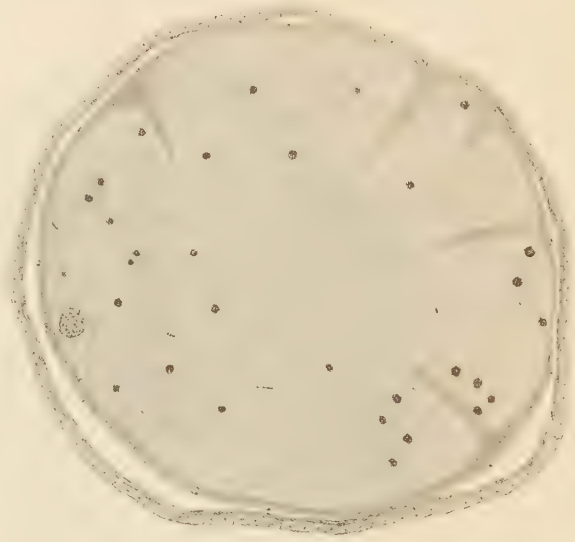


FIG. XXII. Fusion des aires plasmodiales incomplète. $\times 80$.

§ II. — Les pseudocellules

Chez la *Myriothèle*, les pseudocellules caractéristiques ne s'observent que dans l'œuf ayant presque achevé son développement. Dans les stades de début, de l'un quelconque des modes de formation de l'œuf, son cytoplasme est toujours finement granuleux. On trouve rarement des stades (fig. 10, pl. I) où l'on puisse reconnaître des noyaux d'ovocytes fusionnés. La dégénérescence de ces noyaux est excessivement rapide et la transformation de la chromatine en de nombreux granules, qui s'éparpillent rapidement dans le cytoplasme, a pu passer inaperçue à beaucoup d'auteurs, qui ont décrit une vacuolisation intense du cytoplasme augmentant jusqu'à 100 fois le volume de l'œuf. En réalité, la vacuolisation est bien peu

apparente et l'augmentation de volume provient surtout de l'apport du cytoplasme des ovocytes fusionnés.

Lorsque les aires plasmodiales ont atteint une taille assez considérable, les *pseudocellules* dégénèrent moins hâtivement, ne se résolvent plus en granules très nombreux et très petits, mais en sphérules de diamètre inégal qui se disséminent dans l'aire plasmodiale. Ces sphérules, entourées d'une auréole claire, remplies de liquide peu colorable, contiennent des grains chromatiques de différente taille, sur un réseau à mailles très serrées. Les grosses sphérules se subdivident en un certain nombre de petites sphérules, qui s'éparpillent dans le cytoplasme de l'œuf, constituant un matériel vitellin de réserve. Les *pseudocellules* qui persistent pendant un certain temps dans le cytoplasme de l'œuf complètement développé, sont formées par les noyaux de la couche corticale des ovocytes du gonophore. Ces noyaux subissent très peu de modifications immédiates. Leur nucléole, coloré d'abord d'une façon intensive, se décolore à son centre, toute sa chromatine passant dans le noyau, dont la chromaticité augmente, au point de former une sphère homogène, très réfringente. A ce stade, le noyau de l'ovocyte, sous forme de boule noire, n'est plus reconnaissable. Comme stade intermédiaire, on peut voir, à la périphérie du noyau, la condensation de la chromatine, sous forme d'anneau avec une vacuole centrale claire.

L'œuf ayant terminé son *grand accroissement*, se présente donc comme une masse sphérique très grande (1 mm. de diamètre), à noyau complètement excentrique. Vu à un fort grossissement, son cytoplasme très finement alvéolaire, contient de très nombreux granules basophiles irréguliers, se fragmentant en granules plus petits, puis des corps arrondis de 2 μ de diamètre, ayant tout à fait l'aspect de petits noyaux. Ils possèdent un globule chromatique central, entouré d'une zone claire, bien limitée du cytoplasme environnant par une membrane très nette. Ces corps à aspect de noyaux proviennent de la division d'une *pseudocellule*. En effet, dans la figure 15, planche I, on voit une masse centrale arrondie de 15 μ de diamètre. C'est une pseudocellule dont la chromatine condensée s'est divisée en petits blocs arrondis et égaux disposés symétriquement, ce qui pourrait faire croire à un stade de multiplication de *sporozoaire*.

Une petite quantité de cytoplasme s'est individualisée autour de chacun d'eux, devenant plus dense à la périphérie. La membrane de la pseudocellule disparaît, tous ces pseudo-noyaux sont mis en liberté et s'éparpillent dans la partie centrale de l'œuf, la partie périphérique con-

tenant les pseudocellules, à l'état de boule chromatique condensée et homogène. Ces pseudo-noyaux ne constituent pas, comme les granules basophiles du cytoplasme, un *matériel nutritif mort*. Comme nous le verrons bientôt, ce sont des formations qui croîtront et par un vrai bourgeonnement donneront naissance aux globules vitellins de l'œuf.

§ III. — Historique et critique

Etant donné son volume définitif relativement considérable, l'œuf de la *Myriothele* paraît être un matériel de choix, pour l'étude de l'ovogénèse. Cependant bien peu de chercheurs ont décrit la formation de l'œuf et aucun n'a vu les phénomènes si importants de la maturation et de la fécondation.

ALLMAN (1875) voit les ovocytes ayant acquis leur taille définitive émettre par leur cytoplasme des expansions irrégulières, semblables à des *pseudopodes* qui les relient l'un à l'autre, se raccourcissent de plus en plus et ainsi les masses qu'ils relient finissent par se fusionner ensemble en une masse cytoplasmique commune. Dans cette masse, il y a de nombreux noyaux avec nucléoles très nets, qui sont les noyaux des ovocytes primitifs. La fusion commence par les ovocytes en contact immédiat avec le spadice, formant ainsi plusieurs *plages* accolées sur toute sa surface ; puis les ovocytes placés en arrière subissent le même sort. Il se forme, de la sorte, une dizaine de *plages* à forme ovale, qui se détachent du spadice et ne remplissent pas complètement le gonophore, laissant entre elles et la paroi externe un résidu d'ovocytes dégradés, utilisés plus tard pour la formation de l'œuf définitif. A la périphérie des plages, se sont développés, sous forme de poils transitoires, de *minuscules processus* ou petits pseudopodes, utilisés pour l'absorption des matières nutritives. En définitive, ces plages cytoplasmiques accrues et fusionnées forment un grand plasmode, qui remplit la cavité du gonophore et contient beaucoup de noyaux, dont les uns deviennent très finement granuleux, les autres complètement homogènes.

ALLMAN décrit donc seulement, le second mode de formation de l'œuf par aires plasmodiales ; le premier, le plus important étant passé inaperçu. Je dis le mode le plus important, parce que c'est celui où l'on suit, pas à pas, les diverses transformations, qui font du noyau de l'ovocyte privilégié, le noyau de l'œuf définitif. C'est pourquoi d'ailleurs, il paraît ne pas avoir vu ce noyau, puisqu'il n'en parle pas.

Les poils signalés par ALLMAN à la surface des zones cytoplasmiques en accroissement et qui assurent leur nutrition n'existent pas et sont sûrement des *artefacts*. Ces zones, se mettent au contraire, de plus en plus en contact immédiat et complet avec le spadice, les matières nutritives passant ainsi directement, par osmose, à travers la mésogée, de l'endoderme du pédoncule qui en est bourré dans leur intérieur. De sorte, que de très bonne heure, ces zones coiffent complètement toute la surface digestive du gonophore, assurant ainsi d'une façon parfaite la nutrition de l'œuf.

Pour KOROTNEFF (A.) (1880), lorsque le gonophore a pris sa forme définitive, les ovocytes ont leurs protoplasmes qui paraissent confluer ensemble. Une cellule située au sommet du spadice acquiert un cytoplasme plus granuleux et plus foncé qui la différencie des autres ; son noyau, sans réseau plasmatique, s'accroît et son nucléole se vacuolise. Cette cellule grossit beaucoup, d'abord bien délimitée, puis se fusionne avec les cellules voisines centrales, les périphériques se fusionnant les dernières, pour donner l'œuf définitif.

Quelques années plus tard, KOROTNEFF (1888) distingue dans le gonophore adulte deux sortes de cellules : les cellules *germinatives* et les cellules *vitellines*. Une des cellules germinatives prévaut sur les autres : c'est la *cellule-mère* qui a un noyau énorme, les autres cellules germinatives forment deux corps agrandis à la base de la cellule-mère. Le noyau des cellules vitellines change d'aspect, le nucléole devient réfringent, s'entoure d'un cercle clair et présente un globule amorphe, qui devient boule grasseuse, pendant que les cytoplasmes se fusionnent, formant ça et là des *plasmodiums*. Les cellules germinatives deviennent énormes, leurs noyaux ayant tendance à se dégrader et à disparaître, sauf celui de la cellule-mère, qui se place au sommet du gonophore, au-dessous de son ouverture. Les noyaux des cellules vitellines forment les globules vitellins de l'œuf ; quelques-unes de ces cellules conservent leur apparence primitive, mais se fusionnent bientôt avec les autres et leurs noyaux ne sont pas autre chose que les « *Pseudozellen* de KLEINENBERG. »

En résumé, il y a dans le gonophore de la *Myriothèle* des éléments *germinatifs* et des éléments *vitellins*. Les éléments germinatifs, au nombre de 20, proviennent d'une cellule germinative-mère, mais un seul donne la vésicule germinative, les autres disparaissent. Les noyaux des cellules vitellines, ou *pseudocellules*, se transforment en globules gras ou vitellins. Tout cet ensemble forme l'œuf définitif, avec sa vésicule germinative.

Donc, la vésicule germinative de l'œuf est le noyau d'une cellule germinative, son *plasma* formatif est le plasma des autres cellules germinatives et les substances de réserve, les cellules vitellines.

Dans son premier travail, KOROTNEFF (1880) n'a observé que le premier mode de formation de l'œuf, tandis que dans son deuxième (1888), il décrit seulement le second ; il ne s'est donc pas rendu compte que ces des modes de formation existaient en même temps. Les ovocytes qui remplissent les gonophores sont parfaitement séparés (fig. XVIII et XVII) et non à protoplasme confluent, comme le pense KOROTNEFF. D'autre part, le noyau de l'ovocyte privilégié, présente un réseau plasmatique à mailles très serrées, qu'il nie catégoriquement. Quant aux éléments contenus dans le gonophore femelle adulte, ce sont des ovocytes qui ont tous même structure et même valeur. Seuls, certains ovocytes privilégiés, placés contre le spadice, formeront le point de départ des aires plasmodiales, parce qu'ils reçoivent directement, en grande quantité, les matières nutritives assimilables. C'est donc leur situation spéciale et non leur structure différente qui les désigne comme point de départ de la formation de l'œuf.

HARDY (1891) voit, assez tard, dans le gonophore femelle deux ou trois cellules germinales, qui deviennent plus larges et plus proéminentes que les autres ; puis, lorsque le gonophore a acquis une structure bien définie et qu'il renferme une grande quantité de matière nutritive, alors grâce à une cause indéterminée, une de ces cellules devient plus volumineuse en incorporant les autres. HARDY n'a pas suivi pas à pas la formation de l'œuf, de sorte que sa description est très incomplète. Sans faire de distinction avouée, en cellules germinatives et cellules vitellines, il parle, comme point de départ, de deux ou trois cellules germinales qui grossissent, une de celles-ci devenant l'œuf définitif.

LABBÉ (A.) (1899) suppose le gonophore femelle de la *Myriothele* complètement développé et plein d'ovocytes ne formant pas un tissu, mais libres. L'œuf se forme de trois façons différentes : 1^o par *plasmodium* ; 2^o par aires plasmodiales ; 3^o par *plasmolyse*. Ces trois modes se rattachant l'un à l'autre, par des transitions.

1^o PAR PLASMODIUM. Le gonophore est d'abord rempli d'ovocytes libres, qui augmentent de nombre, mais ne s'accroissent pas ; ils ont des mouvements amœboïdes actifs, puisque d'après WEISSMANN et DE VARENNE, ils ont émigré de loin. D'abord, leurs pseudopodes se fusionnent, laissant entre eux des vacuoles. Certains noyaux grossissent et se divisent par *amitose*, les autres dégénèrent par *karyolyse*. Finalement, un seul

persiste, c'est la vésicule germinative de l'œuf ; les noyaux dégénérés sont les pseudocellules.

2° PAR AIRES PLASMODIALES. — C'est le cas le plus fréquent. Au voisinage du spadice, en 3 ou 4 endroits différents, quelques ovocytes se fusionnent et forment 3 ou 4 aires plasmodiales, augmentant de volume en se vacuolisant, et devenant ainsi 100 fois plus grandes que leur volume primitif. Leurs noyaux, à l'exception de 1 ou 2, qui deviennent très gros, se résorbent par *karyolyse*, formant les pseudocellules. Le noyau, qui persiste, devient la vésicule germinative. En réalité, il y a addition de cytoplasme et non phagocytose. Donc, pas de distinction en cellules germinales et cellules vitellines, le gonophore ne contenant que des ovocytes. Ces aires plasmodiales, présentent d'abord une *phase d'accroissement propre*, sans pseudopodes, puis une phase d'accroissement par fusion des ovocytes, avec nombreux pseudopodes, protoplasme vacuolisé et noyaux en régression. Finalement, on a une amibe gigantesque, entourant le spadice, et l'œuf est mûr, lorsque la fusion est complète.

3° PAR PLASMOLYSE. Ici, les ovocytes qui entourent le spadice et ceux qui sont situés sur le pourtour du gonophore sont intacts et par leur fusion constituent le *plasma formatif* de l'œuf, dont tous les noyaux dégénèrent, sauf un seul, qui devient la vésicule germinative. Les autres ovocytes subissent une *plasmolyse*, accompagnée de *karyolyse*, et donnent le matériel nutritif.

La plasmolyse peut être totale, en ce sens que tous les ovocytes du gonophore entrent en plasmolyse ; alors, leurs cytoplasmes s'additionnent et se reconstituent après, pour donner le cytoplasme formatif de l'œuf. Quant aux pseudocellules, LABBÉ se rallie à la théorie, qui les fait dériver des noyaux des ovocytes par *karyolyse*. Ces noyaux peuvent se diviser par amitose spéciale : pas de centrosome, et il y a division du noyau et division du karyosome indépendantes. Cette division peut avoir lieu plusieurs fois de suite et donner des ovocytes à 3 ou 4 noyaux. La chromatine, dans les pseudocellules, peut se condenser en masse réfringente et homogène, se fragmenter en plusieurs sphérules, se condenser en un anneau.

En résumé, LABBÉ conclut que l'œuf de la Myriothèle est *plasmodial*, la phagocytose n'intervenant que pour les noyaux des ovocytes, qui donnent les pseudocellules. Le noyau de l'ovocyte privilégié est dans l'axe du gonophore, et les ovocytes se fusionnent, sous l'influence d'une attraction : *cyto* ou *adelphotactisme*.

On ne peut, dit-il, ramener le mode de formation de l'œuf de la *Myriothèle* au cycle normal de l'ovogénèse des *Métazoaires*.

Des trois modes de formation de l'œuf décrits par LABBÉ, je n'ai moi-même observé que les 2 premiers, sur lesquels je suis à peu près de son avis. Je ne puis admettre, que les ovocytes ont au début, une structure très voisine de celle des cellules somatiques, et que ces ovocytes augmentent de nombre dans le gonophore. Ce que LABBÉ appelle des ovocytes, c'est sans nul doute des ovogonies, qui ressemblent en effet au début aux cellules endodermiques. Les ovocytes formés prennent une structure caractéristique dans le gonophore, et n'augmentent plus en nombre, mais s'accroissent. Ils remplissent la cavité du gonophore, se pressent mutuellement, en prenant la forme polygonale et ne présentent jamais de mouvements amœboïdes, car ils ont été formés sur place et l'émigration de WEISSMAN et de DE VARENNE, ne peut s'appliquer à eux.

Quant à la présence de plusieurs noyaux dans l'ovocyte expliquée par l'amitose, je pense plutôt que ces noyaux multiples proviennent de la fusion de plusieurs ovocytes ; d'abord, parce que toujours les noyaux accolés chevauchent les uns sur les autres et le cytoplasme qui les entoure est plus volumineux, ensuite parce que je n'ai jamais vu de noyau allongé en train de s'étrangler, ce qui me paraît extraordinaire, étant donné le grand nombre d'ovocytes à noyau double que j'ai pu examiner. Enfin les 2 noyaux, provenant de la division amitotique supposée, ont toujours un gros nucléole chromatique. Si dans une coupe déterminée un seul noyau sur les deux présente cette tache germinative, on est absolument sûr que, sur la coupe précédente ou sur la coupe suivante, on trouve la tache germinative de l'autre noyau. Or, dans l'amitose classique, le karyosome passe le plus souvent tout entier [dans l'un des produits, l'autre formant plus tard un nouveau karyosome. De plus, on trouve quelquefois de petites zones cytoplasmiques avec 6, 7 ou 8 noyaux accolés l'un à l'autre et non dégénérés. Il faudrait supposer qu'ici l'amitose s'est répétée successivement plusieurs fois. Pour toutes ces raisons, j'incline à penser que l'amitose des ovocytes n'existe pas, qu'il y a simplement fusion hâtive de 2 ou plusieurs ovocytes en maints endroits du gonophore et que leurs noyaux par *chimiotactisme* s'accolent les uns aux autres, puis dégénèrent par *karyorehxis* et non par *karyolyse*. Cependant, les figures de LABBÉ chez la *Myriothèle* et celles de DOFLEIN (1896) chez la *Tubulaire* paraissent bien démonstratives.

Les aires plasmodiales s'accroissent toujours par fusion d'ovocytes.

Si, en effet, le premier aspect paraît être une phase d'accroissement propre, c'est parce que les noyaux des ovocytes englobés dégénèrent par karyorhexis dans un laps de temps très court ; malgré cela, on trouve toujours des traces de pseudocellules et des sphérules, ou des grains basophiles de différentes tailles, phases intermédiaires de la destruction des noyaux. Au contraire, dans la deuxième phase d'accroissement par fusion d'ovocytes de LABBÉ, les noyaux dégénèrent très lentement ou ne dégénèrent plus et l'œuf contient alors un grand nombre de pseudocellules à la périphérie, tandis qu'elles sont absentes à la partie centrale.

Quant à la formation de l'œuf par plasmolyse, je n'ai jamais observé rien de semblable. Les ovocytes, qui sont situés sur le pourtour du gonophore, sont d'abord presque intacts, mais ne contribuent, pas plus que les autres, à la formation du plasma formatif de l'œuf. Au contraire, l'ovocyte privilégié et les ovocytes qui entourent le spadice s'accroissent dès le début, par fusion, pour constituer les aires plasmodiales. Quant au matériel nutritif central, ce n'est pas, comme dit LABBÉ, du matériel *mort*, réduit à l'état de balles vitellines, mais un matériel *bien vivant*, que nous verrons se multiplier par accroissement, suivi de division.

Tous les auteurs précédents ont, avant tout, dans la formation de l'œuf, étudié l'évolution du cytoplasme. La plupart d'entre eux se contentent de dire que le noyau de l'ovocyte privilégié devient la vésicule germinative de l'œuf définitif. Mais ce noyau a, au point de vue cytologique, une évolution très intéressante qui le distingue nettement du noyau de l'œuf des autres animaux.

Nous devons considérer le gonophore femelle adulte, rempli d'éléments différenciés, tous à peu près égaux, qui sont les ovocytes I.

L'ovocyte I subit, dans l'ovogénèse en général, le *grand accroissement*. Pour cela, son noyau prend la structure du repos. Ici, la période de grand accroissement est représentée par la fusion des ovocytes et celui-ci est fini, lorsque tous les ovocytes fusionnés constituent l'œuf définitif. Mais, dès le commencement de cette fusion, la tache germinative perd sa chromatine, qui passe dans le noyau. Cette tache devient achromatique et est expulsée dans le cytoplasme. Deviendra-t-elle, comme certains le supposent (O. HERTWIG (1894), WASIELEWSKY (1892), KARSTEN (1983)) le centrosome, qui pénétrera à nouveau dans le noyau, au moment de sa préparation à la réduction chromatique ? Nous n'en savons rien. Dans tous les cas, dans le noyau de l'œuf complètement formé et qui s'est très rapproché de la périphérie, nous retrouvons un grand nombre de nucléoles

chromatiques, qui deviennent achromatiques, en perdant leur chromatine et se présentent, sous forme de petites sphères grises, dispersées très régulièrement dans le noyau.

Il m'est donc impossible d'admettre la conclusion de LABBÉ qui prétend qu'on ne peut ramener le mode de formation de l'œuf de la *Myriothèle* au cycle normal de l'ovogénèse des *Métazoaires*. LABBÉ aurait été moins affirmatif, s'il avait étudié l'ovogénèse de la *Myriothèle* jusqu'à la maturation, par l'expulsion des globules polaires. Il aurait alors eu la fin du cycle normal de l'ovogénèse, avec l'ovocyte II et l'œuf mûr.

§ IV. — Conclusion

En résumé, les ovocytes I qui remplissent le gonophore femelle adulte ont été formés sur place et ne sont pas amœboïdes.

L'œuf se forme suivant deux modes différents : 1^o par vacuolisation et accroissement par fusion d'un ovocyte, déterminé par sa situation, dans l'axe du gonophore. Cette fusion se fait progressivement, en commençant par les ovocytes voisins du spadice, dont les noyaux dégénèrent complètement et se résolvent en sphérules et en granules très petits.

Il reste une écorce externe d'ovocytes qui se fusionnent tard et dont les noyaux peu dégénérés constituent les pseudocellules.

La vésicule germinative de l'œuf est le noyau de l'ovocyte privilégié, qui a grossi et évolué.

2^o Par formation d'aires *plasmodiales* provenant chacune de la fusion de plusieurs ovocytes, voisins du spadice. Ces aires fusionnent les ovocytes voisins, s'appliquent les unes contre les autres, séparées par une lame anhiste. Dans chaque aire, un noyau conserve sa structure primitive, les autres dégénèrent. Comme dans le mode précédent, les pseudocellules sont constituées par les noyaux de l'écorce externe d'ovocytes fusionnés les derniers. Finalement, tous les noyaux dégénèrent, sauf celui de l'aire plasmodiale qui se trouve dans l'axe du gonophore ; il devient la vésicule germinative de l'œuf. L'œuf est alors divisé en 7 ou 8 quartiers, à peu près égaux et réguliers séparés par des lames anhistes. La disparition de ces lames se produit du spadice vers l'extérieur. Seule, persiste l'enveloppe anhiste secrétée par l'œuf et qui l'entoure complètement. Il peut y avoir fusion hâtive d'ovocytes, avec noyaux accolés qui donnent l'illusion d'une amitose.

Les pseudocellules sont les noyaux des ovocytes fusionnés pour cons-

tituer l'œuf définitif. Ils dégénèrent plus ou moins hâtivement par *karyorhexis*. Dans la première partie de la formation de l'œuf, la dégénérescence est complète et se produit très tôt, produisant des sphérules ou des granules très petits. Dans la deuxième partie, la dégénérescence est incomplète et les noyaux sont toujours reconnaissables un certain temps. Ils se transforment en une masse chromatique réfringente. Certains d'entre eux ont leur masse chromatique se divisant en petites sphères qui s'entourent d'une zone claire, donnant ainsi l'aspect de petits noyaux accolés qui par rupture de la membrane de la pseudocellule, s'éparpillent dans le centre de l'œuf et formeront plus tard en s'accroissant et se multipliant par division, le matériel vitellin de l'œuf mûr. Il est donc évident, que la formation de l'œuf de la *Myriothèle* reproduit le cycle normal de l'ovogénèse des Métazoaires. Dans le gonophore jeune, le plancher du nodule médusaire est formé de cellules progerminales, qui par multiplication donnent naissance aux ovogonies. Celles-ci se multiplient toujours par mitose et leur dernière génération donne l'ovocyte I. Les ovocytes I remplissent le gonophore femelle adulte. Ils dégénèrent tous, sauf un qui donne l'œuf. C'est le stade de *grand accroissement*.

CHAPITRE VI

MATURATION DE L'ŒUF

§ I. — Généralités

Aucun des auteurs précédents, qui ont fait l'étude de la *Myriothèle*, n'a observé les phénomènes de la maturation et de la fécondation de l'œuf. J'ai été moi-même, pendant longtemps, dans l'impossibilité de les étudier, malgré la confection et l'observation d'un très grand nombre de coupes, sur des sujets récoltés aux diverses époques de l'année. J'ai été ainsi amené, devant ces résultats négatifs, à penser que la maturation et la fécondation de l'œuf de la *Myriothèle* devaient se faire la nuit, et dans un laps de temps relativement court. Mes prévisions se trouvèrent justifiées, car une récolte de matériel faite à la marée de nuit du 19 décembre 1922, avec fixation sur place, me donna la presque totalité des stades de la maturation et de la fécondation qui me manquaient. Je puis

donc en déduire, avec quelque certitude, que pendant la période d'hiver, où le gonosome de la *Myriothele* porte de très nombreux gonophores, la maturation de l'œuf et sa fécondation se produisent pendant la première partie de la nuit. C'est donc à la marée de nuit qu'on doit aller les chercher et les fixer sur place, si l'on veut avoir ces stades si intéressants. Par conséquent, rien d'extraordinaire à ce que ALLMAN, KOROTNEFF, HARDY et LABBÉ ne les aient jamais rencontrés.

§ II. — Formation du premier globule polaire

Lorsque l'œuf a atteint son complet développement, il est entouré directement par une membrane anhiste de $3\ \mu$ d'épaisseur que son ectoplasme a secrétée et sur laquelle repose l'épithélium sous-ombrelle, réduit à une traînée cytoplasmique, avec quelques noyaux aplatis et isolés, de loin en loin. Sous l'action du fixateur et de la déshydratation qui suit, le cytoplasme de l'œuf plus aqueux que la membrane anhiste qui le recouvre s'est séparé d'elle en se contractant, laissant un vide circulaire, qui se creuse en fossé, en face du noyau, qui est recouvert d'une zone cytoplasmique plus finement granuleuse et partant plus délicate.

La section du noyau (fig. 5, pl. I) se présente sous la forme d'un triangle équilatéral, à sommets arrondis. Il est de taille relativement considérable, mesurant $40\ \mu$ de hauteur. Sa membrane, très visible, est parsemée de grains basophiles nombreux. A l'intérieur, un réseau à mailles serrées, porte une infinité de granules chromatiques, à contours anguleux, mais de taille à peu près semblable, présentant une coloration plus ou moins accusée. On y trouve encore quelques sphérules arrondies, plus grosses que les grains et qui sont de petits nucléoles ayant perdu leur chromatine et sur le point d'être expulsés dans le cytoplasme. Autour du noyau, des sphérules de différentes tailles provenant de la fragmentation des pseudocellules, qui se réduisent elles-mêmes en grains d'abord réunis qui s'éparpillent ensuite. Sur une des faces du noyau (fig. 5, p. I), à très peu de distance de la partie extérieure de sa membrane, apparaît un grain très basophile. Autour de lui, se forme une petite sphère claire, de laquelle partent des rayons d'abord rares et peu visibles, puis nombreux, formant une irradiation très nette. C'est l'appareil centrosomien ou *centrosome*, composé du grain coloré ou *centriole*, de la sphère et des rayons qui constituent l'*aster*.

D'où provient ce centrosome ? Se forme-t-il aux dépens du cyto-

plasme, du noyau, ou du nucléole ? Chacun de ces lieux d'origine a de nombreux partisans.

Lorsque le centrosome apparaît chez la *Myriothèle*, la membrane nucléaire est intacte sur toute son étendue, laissant ainsi supposer qu'il a pris naissance dans le cytoplasme. Cependant, étant donné l'évolution du nucléole du noyau de l'ovocyte, pendant la préparation à la maturation, il se peut que le centriole soit formé par un des grains de division du nucléole. Nous avons vu en effet le nucléole, d'abord très basophile chez l'ovocyte, formant une sphère homogène de chromatine. Puis ce nucléole va devenir achromatique par passage de la chromatine en fragments reconnaissables dans le noyau, enfin expulsion d'une partie de ces grains dans le cytoplasme qui l'entoure. Il aurait donc une origine nucléaire comme cela semble avoir été vu dans un certain nombre de cas chez les *Métazoaires* (HERMANN (1889), CARNOY et LEBRUN (1897), DOFLEIN (1897), GOLDSCHMIDT (1902).)

Au stade suivant (fig. 6, pl. I), les rayons de l'aster du centrosome, arrivent au contact de la membrane nucléaire. Cette membrane apparaît alors, en certains points, comme digérée, rongée par ces rayons qui la traversent et l'irradiation s'enfonce dans l'intérieur du noyau. En ce point, la membrane n'est plus visible. L'aster s'accroît et pénètre de plus en plus profondément, dans le réseau de linine. Les rayons, paraissent se réunir avec les travées du réseau et grandir à ses dépens. Finalement, toute la figure astérienne achromatique est placée au centre du noyau. A ce moment, la membrane nucléaire, très nette au début, devient de plus en plus indécise et disparaît. Le centriole unique se divise en deux petits grains égaux, d'abord accolés l'un à l'autre, puis qui se séparent, restant toujours réunis par un mince petit filament achromatique ou centrodesmose. L'aster unique et formé de longs et nombreux rayons, commence à se dédoubler, chacun des deux centrioles devenant un centre dynamique, d'où partent les rayons. Déjà, le petit filament achromatique qui réunit les deux centrioles s'allonge, s'épaissit en son milieu, et se subdivise en fibrilles, formant un tonnelet, première ébauche du fuseau.

A ce stade, la direction du fuseau est parallèle à la tangente au point le plus rapproché de la périphérie de l'œuf. Ce n'est qu'ensuite, en se déplaçant pour mettre un de ses deux pôles au contact avec la surface de l'œuf, qu'il prend une direction perpendiculaire à la tangente, c'est-à-dire radiaire. Mes observations m'invitent à interpréter la figure fusoriale de la façon suivante : l'aster primitif se formant dans le cytoplasme de

l'œuf, la sphère et ses rayons sont d'origine cytoplasmique, alors que le centriole très chromatique peut être d'origine nucléaire.

Arrivé à ce point, mes observations présentent une solution de continuité bien regrettable. Dans la figure 6, planche I, le fuseau n'est pas complètement développé. Aucun chromosome n'est visible. Le noyau, dont la membrane a complètement disparu, est encore reconnaissable, formant un nuage sombre, à grains chromatiques, à contours irréguliers, et de dimensions différentes : des grains relativement gros, nombreux, fortement colorés en noir, puis toutes les dimensions intermédiaires jusqu'aux granules avec toute la gamme de coloration décroissante, du noir au gris. On a l'impression très nette, qu'une partie de la chromatine du noyau passe dans le cytoplasme. Et d'ailleurs, cette impression se trouve confirmée, si l'on tient compte, du volume du noyau avant la division ($40\ \mu$ de diamètre), et après l'expulsion du premier globule polaire ($8\ \mu$ de diamètre). Le même phénomène, a été bien démontré dans l'œuf de *Cerebratulus marginatus* par KOSTANECKI (1902) et dans l'œuf de *Chaetopterus* par LILLIE (1906).

Il m'a été impossible, malgré l'examen approfondi de très nombreuses coupes, de trouver la première mitose de maturation. Je ne puis donc décrire la formation des *tétrades* que je n'ai pas observée et leur mise en fuseau. Dans la figure 7, planche I, le premier globule polaire vient d'être expulsé. Il se présente avec une forme ellipsoïdale de $13\ \mu$ de grand diamètre, enchassé dans la membrane anhiste de l'œuf. Déjà son centrosome s'est divisé et si on ne reconnaît pas la présence des deux centrioles, on voit à chacune de ses extrémités les rayons de l'aster encore peu développés. Dans son intérieur, un suc nucléaire très clair, avec des masses chromatiques.

Dans l'œuf, l'aster inférieur du premier fuseau de réduction n'est pas visible. On aperçoit sur la figure 7, planche I, 5 petites vésicules arrondies, de $3\ \mu$ de diamètre. Sur la coupe suivante, 3 autres vésicules sont visibles. Ces 8 vésicules, accolées l'une à l'autre, représentent la première phase de reconstitution du noyau, après l'expulsion du premier globule polaire. Chacune de ces vésicules présente l'aspect d'un tout petit noyau, bien délimité par une membrane très nette, avec granules chromatiques à la surface. Dans leur intérieur, un ou plusieurs grains chromatiques plus gros. Autour de ces vésicules, un cytoplasme germinatif finement granuleux et fortement colorable.

§ III. — Formation du second globule polaire

Après l'expulsion du premier globule polaire, existe une courte période de repos, puisque les chromosomes restés dans l'œuf se transforment en vésicules qui se rapprochent et s'accolent les unes aux autres. Mais la télophase est-elle complète et une fusion progressive transforme-t-elle ces vésicules en un noyau unique ? Je ne suis pas en mesure de l'affirmer. Je suis plutôt porté à croire que la période de repos est très courte et que la fusion des vésicules n'a pas lieu. Ce processus de reconstitution des noyaux à la télophase, par gonflement des chromosomes en vésicules et fusion progressive de ces vésicules, a été d'ailleurs bien décrit par de nombreux auteurs, dans beaucoup de segmentations d'animaux les plus divers : chez l'*Ascaris*, les *Annélides Polychètes*, l'*Oursin*, la *Truite*, les *Amphibiens*, etc. Il est quelquefois difficile de dire si chaque vésicule correspond à un chromosome, qui s'est vacuolisé en grossissant.

Dans le cytoplasme germinatif, qui entoure les vésicules (fig. 7, pl. I) et contient un nombre très considérable de fins granules très basophiles, il est impossible d'observer l'aster inférieur du premier fuseau de réduction. Aucun grain plus fortement coloré, n'indique qu'on se trouve en présence d'un centriole simple ou déjà *géméné*. Tout autour de cette zone germinative, constituant un vrai *pôle animal* extrêmement réduit, on trouve de nombreux sphérules ayant 1μ de diamètre, véritables noyaux minuscules, composés d'un grain chromatique central entouré d'une *arée* claire. Ces sphérules, que j'ai déjà signalées, proviennent de la division intensive des pseudocellules et constituent le matériel vitellin, dont nous suivrons l'évolution ultérieurement.

Dans la figure 8, planche I, le deuxième fuseau de maturation est déjà formé et a une direction radiale. Son grand axe qui mesure 9μ est la centième partie du diamètre de l'œuf (900μ). Sauf chez les *Protozoaires* (*Grégarines*), l'on n'a guère d'exemples, dans toute la série animale, où une pareille proportion soit atteinte, même chez les œufs à deutoplasme abondant. Son petit axe à 4μ . Il a ainsi la forme d'un tonnelet très allongé, terminé en pointe au pôle inférieur, où l'on observe un centriole très net, mais sans sphère claire, ni sans aster. Cependant, il semble bien que les granules placés autour de lui s'orientent en rayons qui vont se terminer insensiblement dans le cytoplasme. Au pôle supérieur, pas de centrosome visible. Le fuseau est tronqué, il s'est avancé vers l'extérieur

traversant l'enveloppe anhiste en entier. Les fibres du fuseau sont excessivement fines et très nombreuses. Les chromosomes, au nombre de 5 sur la figure 8, planche I, et de 3 sur la coupe suivante, forment la plaque équatoriale. Ils constituent les *dyades*, mais déjà au début de l'anaphase. On voit très bien, en effet, leur forme en *haltère* dont les deux boules, qui constitueront chacune un chromosome monovalent, commencent leur ascension vers leur centrosome respectif.

Le premier globule polaire expulsé a émigré légèrement à la gauche du deuxième fuseau. Enchassé dans l'enveloppe anhiste de l'œuf, il a, en s'accroissant, produit une encoche à la surface de l'œuf. Il est, lui aussi, en mitose au stade de l'anaphase. Son fuseau à fibres délicates et nombreuses ne présente pas à ses pôles de centrosome visible. Il est oblique par rapport à celui de la deuxième mitose de maturation. La figure 9, planche I, nous montre le 2^e globule polaire complètement expulsé et situé dans l'enveloppe anhiste de l'œuf. Le premier globule polaire, placé à son contact, a terminé sa mitose et s'est divisé en 2 globules polaires secondaires.

A ce stade, la réduction chromatique du noyau de l'œuf est opérée. L'œuf est mûr. Son noyau, reconstitué au moyen des chromosomes du 2^e fuseau de maturation restés dans l'œuf, constitue le *pronucléus femelle*, qui se présente figure 9, planche I, sous la forme d'un corps allongé de 8 μ de longueur sur 2 μ de largeur. Son contour, assez irrégulier, paraît vésiculeux, ce qui semble indiquer que les chromosomes ont encore pris l'aspect de vésicules avant de se fusionner. A l'un de ses pôles, une étroite irradiation cytoplasmique apparaît dans le sens transversal. C'est un reste de l'*aster* ; un petit centrosome, primitivement situé au pôle inférieur du 2^e fuseau de maturation, va constituer l'ovocentre de l'œuf mûr.

§ IV. — Conclusion

Les phénomènes de la maturation de l'œuf de la *Myriothele* sont dans leurs grandes lignes conformes à ceux des *Métazoaires*. Ils présentent, cependant, quelques particularités qui méritent d'être signalées. Nous avons vu, en effet, le nucléole de l'ovocyte I, au commencement de sa phase de grand accroissement, devenir achromatique et émigrer dans le cytoplasme. Sa chromatine, d'abord sous la forme de boule homogène, se fragmente et se distribue dans le suc nucléaire. Cette émigration du nucléole, suivie de sa disparition dans le cytoplasme, a été observée chez

beaucoup d'animaux, mais jamais à un stade aussi précoce. Le nucléole chromatique persiste toujours jusqu'à ce que l'œuf ait terminé son grand accroissement, c'est-à-dire pendant tout le stade de la prématuration, tandis que chez la *Myriothèle*, nous assistons à son émigration dans le cytoplasme, dès qu'il commence à se fusionner avec les premiers ovocytes voisins. Dans la prématuration de l'œuf de la *Myriothèle*, le centrosome apparaît extérieurement contre la membrane du noyau, digère cette membrane et pénètre à l'intérieur. Là, le centriole se divise en deux grains réunis par une *centrodesmose* qui forme le fuseau. Les deux asters sont d'origine cytoplasmique et les fibres du fuseau d'origine nucléaire formées par le réseau plasmatique.

La membrane nucléaire disparaît alors complètement et il se produit une véritable *épuration nucléaire*, la plus grande partie de la chromatine du noyau passant dans le cytoplasme, reconnaissable pendant longtemps à la coloration foncée prise par la zone germinative. La dimension des fuseaux de maturation n'est pas en rapport avec la taille relativement considérable du noyau avant la maturation. Le pronucléus femelle a un diamètre cinq fois plus petit que le noyau de l'œuf.

En résumé, les divers stades de la formation de l'œuf de la *Myriothèle* se ramènent d'une façon complète au cycle bien connu de l'ovogénèse des *Métazoaires*. L'assimilation qui paraît difficile à LABBÉ est au contraire bien naturelle.

CHAPITRE VII

FÉCONDATION DE L'ŒUF

§ I. — Recherches personnelles

La fécondation de l'œuf de la *Myriothèle* n'a donc été observée par aucun des chercheurs qui ont entrepris cette étude. ALLMAN et KOROTNEFF en ont été réduits à émettre des hypothèses, plus ou moins vraisemblables, qui ne s'appuient sur aucun fait précis.

L'œuf, ayant terminé sa maturation, va quitter le gonophore. Il exerce sa pression vers le sommet et provoque l'ouverture de la paroi, à son point de moindre résistance (fig. 10, pl. II). En effet, dans l'axe du gonophore, les 2 lamelles endodermiques présentent une solution de

continuité qui s'agrandit facilement, par leur écartement. L'ectoderme placé au-dessus est rompu au même point par séparation des cellules et l'œuf s'allonge légèrement en une partie conique qui fait saillie à l'extérieur. La paroi du gonophore divisée en 2 moitiés par la rupture glisse le long des flancs jusqu'à la base de l'œuf. L'épithélium sous-ombrelle

s'est lui aussi déchiré et se rétracte brusquement, formant 2 cordons cellulaires visibles (fig. 10, pl. II). Dans cette position, l'œuf repose au sommet du pédoncule constitué par le spadice, prolongé des deux côtés par la paroi du gonophore, qui ressemble aux 2 anses d'une amphore.

A ce moment, l'œuf est prêt à la fécondation. Je pense que la fécondation ne doit se produire que pendant la nuit, puisque seul le matériel fixé à ce moment, m'a fourni les stades cherchés.

La figure xxiii représente deux gonophores, l'un mâle, plus petit, l'autre femelle, d'un même blastostyle, placés face à face. Le gonophore mâle, dont la



FIG. XXIII. Cheminement des spermatozoïdes du gonophore mâle vers le gonophore femelle. $\times 80$.

paroi est formée toujours par ses 3 couches caractéristiques, est rempli de spermatozoïdes mûrs, qui ont refoulé complètement le spadice, l'ont rompu, sont passés dans la cavité gastrique du pédoncule du gonophore mâle, puis de là dans la cavité gastrique du pédicule du gonophore femelle. Le gonophore femelle contient un œuf mûr, qui n'a pas encore été expulsé.

Dans la figure 11, planche II, l'expulsion de l'œuf par rupture de la paroi du gonophore, a eu lieu. Cet œuf voit la partie qui repose sur le

spadice pousser des évaginations sous forme de lobes bourgeonnants, qui s'enfoncent dans l'endoderme du spadice et le refoulent vers la base. Autour de ces lobes, se trouvent de nombreux spermatozoïdes, dans des traînées de substance semblable à la mésoglée. Ces spermatozoïdes, situés d'abord dans la cavité gastrique, ont traversé l'endoderme du spadice, la mésoglée et pullulent autour de la base de l'œuf, remontant quelquefois même sur les flancs.

J'ai pu apercevoir un de ces spermatozoïdes, à tête triangulaire, à côtés enfoncés et à queue très longue, pénétrer dans un des lobes de la partie inférieure de l'œuf (fig. XXIII bis). Des spermatozoïdes se rencontrent sur les parties

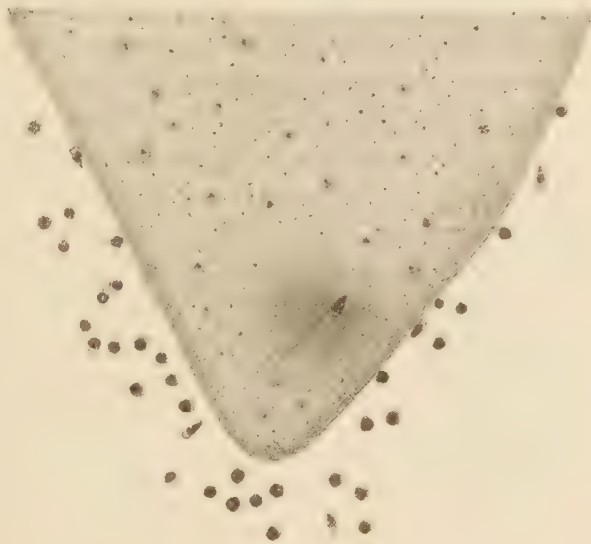


FIG. XXIII bis. Spermatozoïde venant de pénétrer dans l'œuf et faisant sa réaction. $\times 1600$.

latérales, en nombre décroissant jusqu'au pôle supérieur de l'œuf, je ne nie pas la possibilité de la pénétration du spermatozoïde, à un point quelconque de l'œuf. Cependant, étant donné la formation à la base d'implantation de l'œuf, de ces expansions cytoplasmiques, je suis porté à croire que le spermatozoïde pénètre toujours dans l'œuf à cet endroit.

Il y a donc *autofécondation*, spermatozoïde et œuf provenant du même blastostyle. Il est évident, que la fécondation entre produits génitaux de blastostyles différents, d'un même individu, peut facilement avoir lieu, puisqu'on rencontre très fréquemment des spermatozoïdes se déplaçant dans la cavité gastrique générale de la *Myriothèle*. Ce serait donc, dans ce cas, une *fécondation croisée*, si l'on donne à chaque blastostyle, la valeur d'un polype. Le moment de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, correspond à un moment précis de la maturation, variable selon les espèces animales. On sait que chez un petit nombre d'animaux, le spermatozoïde ne pénètre dans l'œuf qu'après l'expulsion complète des globules polaires.

La *Myriothèle* rentre dans ce dernier cas. Le plus souvent, le spermatozoïde pénètre tout entier dans l'œuf. Cependant, chez certains animaux, au moment où le spermatozoïde pénètre, la réaction de l'œuf coupe sa queue immédiatement et après la réaction il y a épaississement de la membrane, ce qui explique la pénétration d'un seul spermatozoïde. Il en est ainsi chez la *Myriothèle*, mais on ne constate nullement cet épaississement de la membrane, immédiatement après la pénétration et malgré cela, je n'ai jamais observé aucun cas de polyspermie.

Dès qu'il a pénétré dans le cytoplasme de l'œuf, le spermatozoïde présente des modifications de structure très importantes. La tête qui a $1\ \mu$ de longueur, formée d'un bloc chromatique homogène, fortement coloré en noir par l'hématoxyline, acquiert en se vacuolisant des dimensions relativement considérables, pour devenir le *pronucléus mâle*. Très vite, il mesure $12\ \mu$ de diamètre et sa chromatine est maintenant divisée en quelques blocs centraux et en grains disséminés sur la membrane. Le réseau de linine apparaît se différencier dans un suc nucléaire clair. Le centrosome se montre bientôt comme un grain très colorable appliqué contre la membrane du pronucléus mâle, puis l'aster spermatique, sous forme d'un pinceau de rayons de 90° d'ouverture, toujours placé en arrière du noyau. Il ne m'a pas été permis de reconnaître la présence d'une

centrosphère, ni d'observer la rotation classique de 180° du spermatozoïde après sa rentrée dans l'œuf. Toujours, l'aster spermatique m'a paru dirigé en arrière dans le sens de la pénétration du spermatozoïde et jamais je ne l'ai observé dirigé vers le centre de l'œuf. Autour du pronucléus mâle, se trouve une zone de cytoplasme germinatif très basophile. Ce pronucléus mâle ainsi constitué se déplace suivant

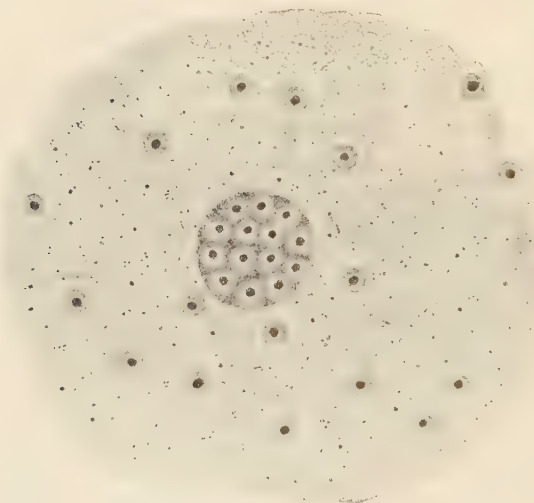


FIG. XXIII ter. *Pseudocellule* centrale transformée en de nombreux globules à grain chromatique central. La *pseudocellule* crève et tous les globules s'éparpillent dans le cytoplasme et deviennent centre de formation de globules vitellins. $\times 1600$.

le rayon pour aller à la rencontre du pronucléus femelle (fig. 12 et 13, pl. II). Le pronucléus femelle, d'abord aplati et situé au pôle supérieur de l'œuf, prend lui aussi une forme arrondie. Il mesure alors de 12 à 14 μ de diamètre, c'est-à-dire une taille à peine supérieure à celle du pronucléus mâle. Comme structure interne, nous retrouvons quelques blocs centraux et des grains plus petits disséminés sur la membrane. Le suc nucléaire est incolore et le réseau de linine visible. L'ovocentre et son aster, présents après le rejet du 2^e globule polaire, disparaissent graduellement et, le pronucléus femelle, ainsi démunie de son centre dynamique, se déplace lentement de la périphérie vers le centre de l'œuf, où il va se rencontrer avec le pronucléus mâle (fig. 12 et 13, pl. II). A ce stade, la partie interne de l'œuf, occupée d'abord par un cytoplasme à alvéoles très petites et à grains basophiles très fins, se montre contenant une multitude de sphérules, ressemblant à de petits noyaux, chacun d'eux étant composé d'un grain chromatique central, entouré d'une zone claire bien limitée par une membrane continue. Ces sphérules, qui vont évoluer dans un stade très prochain, sont comme nous l'avons vu formées par division des pseudocellules et vont constituer le matériel vitellin nécessaire au développement de l'œuf (fig. XXIII *ter*).

§ II. — Historique et critique

Seuls ALLMAN (1875) et KOROTNEFF (1880-88) parlent de la fécondation chez la *Myriothèle*, mais ils en sont réduits à des suppositions, ni l'un ni l'autre ne l'ayant observée directement.

POUR ALLMAN (1875), lorsque l'œuf est complètement développé, l'orifice axial qui sépare les deux lamelles endodermiques de la *chambre gonogénétique* est prêt à faciliter la sortie de l'œuf de l'extérieur ; mais l'ectoderme externe, très mince à cet endroit, est imperforé. La pression interne exercée par l'œuf le rompt facilement ; puis la contraction continue de la paroi externe expulse l'œuf, enveloppé dans une membrane nette et transparente qui, à un stade antérieur, bordait la chambre gonogénétique. D'abord mince, elle atteint une consistance considérable. Le gonophore vidé se rétracte sous la forme d'une coupe peu profonde, à parois épaisses, avec des bords renversés, sur le sommet de son court pédoncule.

A ce stade, l'œuf est saisi par des tentacules différenciés, en excroissances longues et filiformes, existant seulement sur le gonosome et

qu'ALLMAN, qui a le mérite de les avoir reconnues et décrites le premier, appelle « *claspers* ». Ceux-ci secrètent par leur tête un liquide muqueux qui les fixe à l'œuf et retient celui-ci jusqu'à l'éclosion de l'embryon au stade d'actinule. Ces tentacules ainsi différenciés jouent, d'après ALLMAN, un grand rôle dans le processus de la fécondation. Le gonophore mâle mûr, voit sa masse spermatique le remplir complètement, exercer une pression considérable sur le spadice, le refouler totalement vers la cavité du blastostyle. Finalement l'endoderme du spadice est rompu et tout le sperme est renvoyé dans la cavité gastrique du blastostyle. Là, les spermatozoïdes mis en liberté se déplacent, pénètrent ensuite dans la cavité du corps de la *Myriothèle* et passent dans la cavité gastrique des *claspers*. Arrivés à l'extrémité de ceux-ci, ils traversent la tête et l'un d'eux va féconder l'œuf. Il y aurait donc *autofécondation*.

ALLMAN a, le premier, bien observé et décrit la sortie de l'œuf du gonophore, mais il confond la membrane anhiste qui entoure l'œuf, après sa mise en liberté, avec l'épithélium sous-ombrelleaire. La membrane qui borde « *la chambre gonogénétique* » devient l'épithélium sous-ombrelleaire, qui à la sortie de l'œuf se rompt et se rétracte sur place vers le spadice.

D'autre part, l'œuf n'est pas saisi et maintenu par les *claspers* immédiatement après sa sortie, ce n'est que beaucoup plus tard, le plus souvent au stade où l'œuf possède déjà 4 noyaux que les *claspers* viennent assurer la fixation de l'œuf. Il est donc matériellement impossible à ces tentacules différenciés de jouer un rôle important dans le processus de la fécondation, puisque celle-ci est déjà accomplie depuis longtemps, lorsque leur fixation sur l'œuf a lieu. ALLMAN ne pouvait faire que des suppositions, n'ayant observé ni les phénomènes de la maturation, ni ceux de la fécondation.

Pour KOROTNEFF (1880-88), lorsque l'œuf est complètement développé, l'orifice axial s'agrandit, grâce à la contraction de l'œuf qui rompt la couche ectodermique de revêtement et fait saillie à l'extérieur, se plaçant comme une boule sur une soucoupe et l'ensemble ressemblant à un bilboquet d'enfant. Après la sortie de l'œuf, la paroi du gonophore s'aplatit et la cavité contient un certain nombre d'ovocytes qui, accidentellement, n'ont pas pris part à sa formation. A ce stade, d'après KOROTNEFF, va s'opérer la fécondation. Les spermatozoïdes qui remplissent le gonophore mâle, ne trouvant pas de sortie vers l'extérieur, refoulent le spadice dans le canal du blastostyle. Celui-ci est rompu et la masse de sperme libérée passe dans le canal central. La fécondation, par l'intermédiaire des

claspers ne peut pas exister, parce qu'il n'existe aucune ouverture à leur tête par où les spermatozoïdes puissent sortir à l'extérieur. Au contraire, à l'endroit où le clasper adhère à l'œuf, il existe un épaississement, les cellules ectodermiques sécrétant une substance gluante à l'aide de laquelle l'adhésion se fait. Cette sécrétion acquiert une telle intensité, que les cellules ectodermiques qui la produisent, disparaissent et forment une masse qui se confond avec la mésoglée sous-jacente.

KOROTNEFF a vu souvent les spermatozoïdes dans la cavité du spadice et, sans avoir d'observation directe, il suppose que c'est par cette voie qu'ils parviennent jusqu'à l'œuf. Il y a donc une autofécondation et il est difficile de dire s'il existe la fécondation croisée. Dans tous les cas, le passage des spermatozoïdes d'un blastostyle dans l'autre est possible, puisqu'on en trouve dans la cavité centrale. D'après KOROTNEFF, cette disposition pourrait au point de vue génétique, produire une sorte de *rénovation*.

KOROTNEFF commet une erreur lorsqu'il dit que les cellules ectodermiques de la tête du clasper disparaissent. Ces cellules prennent tous les caractères de cellules muqueuses en s'aplatissant et bourrant leur cytoplasme de sphérules de mucus, qui sont déversées à la surface de l'œuf et assurent son adhésion ; mais la tête du clasper conserve toujours son ectoderme et son endoderme bien séparés par la mésoglée.

§ III. — Conclusion

L'œuf devenu mûr, par expulsion de deux globules polaires, voit son pronucléus femelle, de très petite taille par rapport à son noyau primitif, perdre graduellement son ovocentre et son aster. Ce pronucléus se déplace radiairement vers le centre de l'œuf, à la rencontre du pronucléus mâle.

Le spermatozoïde passe du gonophore mâle dans la cavité gastrique de son blastostyle, puis dans la cavité gastrique du gonophore femelle, traverse l'endoderme du spadice et pénètre dans l'œuf, qui a poussé des évaginations. Il perd sa queue en pénétrant, augmente considérablement de taille en se vacuolisant et devient le pronucléus mâle. Son centrosome apparaît sans centrosphère visible et l'aster se développe sous la forme d'un pinceau de rayons de 90° d'ouverture, toujours dirigé en arrière. La rotation classique de 180° du spermatozoïde ne se produirait donc pas ici.

Puis, le pronucléus mâle formé à la partie inférieure de l'œuf, se dirige

radiairement vers le centre, où il rencontrera le pronucléus femelle, pour produire la fécondation.

A ce moment, la partie interne de l'œuf contient une infinité de sphérules à forme de petits noyaux composés d'un grain chromatique central entouré d'une zone claire, limitée par une membrane. Ces sphérules constituent le matériel vitellin, formé par division des pseudocellules.

CHAPITRE VIII

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF

§ I. — Recherches personnelles

La fécondation a été opérée par l'union à la partie centrale de l'œuf du pronucléus mâle et du pronucléus femelle. Ces deux pronucléi, de taille et de structure à peu près semblables, sont appliqués l'un contre l'autre. Seul, le spermocentre a persisté, les rayons de son aster dirigés vers la base d'implantation de l'œuf. L'ovocentre a disparu. Chez la *Myriothèle*, comme ailleurs, le spermocentre donne naissance aux deux centrosomes du premier fuseau de segmentation, car j'ai pu apercevoir, au centre de l'aster spermatique, deux petits centrioles-filles provenant de la division du centriole primitif. Je n'ai pas observé le stade où les deux centrioles-filles s'écartent l'un de l'autre, pour constituer l'ébauche du premier fuseau de segmentation. Tout me porte à croire cependant, qu'il en est ainsi. Le stade suivant (figures 13 et 14, planche II) montre le premier fuseau de segmentation complètement développé. Il mesure à peine 12 μ d'un pôle à l'autre ; son grand axe se trouve dans le plan de symétrie de l'œuf, sur le spadice. Chaque centrosome se compose d'un grain colorable très petit placé au centre d'une sphère claire parsemée de fins granules plus ou moins colorés. De cette centrosphère partent de nombreux rayons très fins, constituant un aster à fibres serrées (fig. 14, pl. II). Le fuseau proprement dit a la forme d'un tonnelet allongé ; il est formé de fibres nombreuses, allant d'une centrosphère à l'autre. Les rayons internes des asters, au niveau des pôles, se confondent avec les fibres du fuseau. A l'équateur, les chromosomes à forme incurvée forment une couronne équatoriale. C'est la métaphase. Bientôt, les chromosomes

se dédoubleront pour donner l'anaphase, puis le stade de reconstitution des deux noyaux-filles ou télophase.

Autour du premier fuseau de segmentation, le cytoplasme présente un aspect caractéristique. Toutes les pseudocellules sont reléguées à la périphérie de l'œuf, formant des groupes composés de sphères de différentes tailles, depuis la pseudocellule intacte en sphère achromatique homogène jusqu'aux sphérules de dimensions très réduites, en passant

par toutes les tailles intermédiaires. Le centre de l'œuf est très finement granuleux, mais dans la partie qui entoure directement le premier fuseau de segmentation, nous voyons (fig. 13, pl. II) des sphérules ressemblant à de petits noyaux, dont nous avons déjà parlé, formés d'un grain chromatique central et d'une zone claire, bien délimitée autour. Le corpuscule chromatique central



FIG. XXIV. Segmentation de l'œuf : stade à 4 noyaux en mitose. $\times 60$.

grossit, occupant toute la cavité, puis ce corpuscule en boule s'étire, se renfle aux deux extrémités qui se séparent. La figure 14, planche II, présente les différents aspects que donne cette division. Ces sphérules montrent une écorce fortement colorée et une partie centrale plus claire. J'interprète ce mécanisme comme une multiplication intensive des globules vitellins, que nous avons déjà vus se former, par fragmentation des premières pseudocellules. Ainsi se produisent une infinité de granules, qui gagnent la périphérie et deviennent matériel nutritif de l'œuf en développement.

La première mitose du noyau de l'œuf terminée n'est pas suivie d'une cytodierèse. L'aster de chaque noyau-fille est impuissant à mettre en

mouvement toute la masse énorme de cytoplasme et provoquer la division de celui-ci. Cette division ne pourra se produire que beaucoup plus tard lorsque la multiplication des noyaux aura considérablement diminué le volume de cytoplasme gouverné par chacun d'eux.

La multiplication des noyaux va être très active, c'est pourquoi il est très difficile de rencontrer des stades très jeunes, avec reconstitution des noyaux. Je n'ai jamais rencontré le stade à 2 noyaux au repos et le stade

à 2 noyaux en division. Mais, par contre, j'ai rencontré les stades à 4 noyaux en mitose (fig. xxiv) et le stade qui suit immédiatement le précédent et est la fin de sa télophase (fig. xxv). Dans cette figure, on aperçoit 4 restes fusoriaux présentant en leur centre un petit reliquat chromatique; les 8 noyaux-filles sont reconstitués, les 8 asters sont très puissants, avec sphères claires dans lesquelles le centriole s'est déjà divisé en deux centrioles-filles annonçant ainsi la mitose suivante.



FIG. xxv. Segmentation de l'œuf: stade à 8 noyaux. $\times 60$.

Immédiatement après la fécondation, dès que le développement de l'œuf commence, un

des tentacules différenciés de la base d'implantation du blastostyle qui le porte, s'allonge et vient s'appliquer étroitement par sa tête à la surface de l'œuf, à peu de distance du spadice: c'est un clasper. Grâce à lui, l'œuf dont le volume augmente progressivement et qui était encore fixé seulement par l'extrémité du spadice ne risquera pas d'être entraîné par les courants. La *Myriothèle*, en effet, ne peut vivre que fixée sur les rochers, aux endroits où les vagues viennent se briser à marée basse. Sans clasers, l'œuf serait infailliblement détaché du spadice et voué à une mort certaine, les réserves nutritives qu'il contient ne lui permettant pas d'achever son évolution jusqu'au stade où il pourra se suffire à lui-même.

Les cellules de l'ectoderme de la tête du clasper, appliquées contre la surface de l'œuf, perdent immédiatement leurs nématocystes et deviennent cellules glandulaires (fig. xxiv). Elles épousent la surface convexe de l'œuf, formant ainsi un disque dont la partie centrale composée de cellules hautes et cylindriques, deviennent cubiques en s'aplatissant fortement. Le contenu de ces cellules, formé d'abord de cytoplasme fin autour du noyau, se remplit de petites sphères de mucus qui assurent l'adhérence du clasper et de l'œuf. A ce stade, je n'ai jamais rencontré plusieurs claspers

fixés en même temps sur l'œuf, le besoin ne s'en faisant nullement sentir, spadice et clasper assurant parfaitement sa fixation. Ce n'est qu'à un stade ultérieur, lorsque l'œuf, ayant un nombre de noyaux suffisants pour provoquer la segmentation de sa masse cytoplasmique, se détache

du sommet du spadice et est capté par 1 ou 2 claspers supplémentaires.

Lorsque le premier clasper atteint la surface de l'œuf, le nombre de noyaux formés est encore restreint, 4 noyaux seulement sont en mitose. Les divisions se succèdent régulièrement, sans stade de repos et, lorsque un nombre approximatif de noyaux que j'évalue à 32 sont formés, ceux-ci se déplacent et se rapprochent

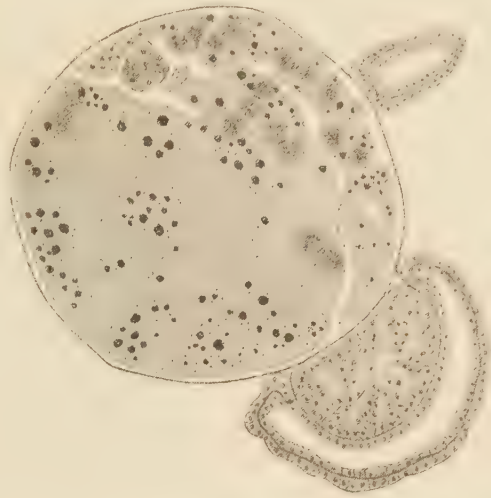


FIG. xxvi. Emigration des 32 noyaux formés, vers l'hémisphère de l'œuf sur lequel est fixée la tête du clasper $\times 60$.

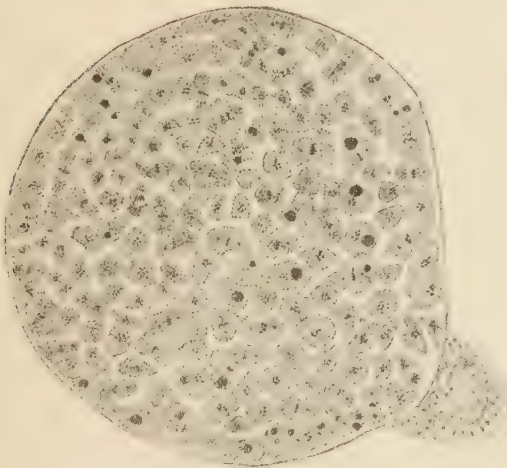


FIG. xxvii. Œuf au stade morula. $\times 60$.

de la périphérie, dans l'hémisphère dont le clasper occupe le centre (fig. xxvi). L'hémisphère opposé en est complètement privé. Du fait de ce rapprochement vers la périphérie et de la quantité assez considérable de noyaux dans un espace cytoplasmique relativement restreint, le cytoplasme s'isole autour de chacun d'eux, par formation d'une membrane et chaque nouvelle *karyokinèse* pourra être suivie d'une *cytodierèse*. C'est en effet ce qui se passe et que nous représente la figure xxvi. L'œuf est alors composé d'un grand *plasmode indivis* montrant des mitoses dans la partie voisine du clasper, où l'isolement en petites cellules a pu avoir lieu. Le *plasmode* diminue ainsi de volume de l'intérieur vers l'extérieur, au fur et à mesure que de nouvelles *karyokinèses*, suivies de *cytodierèses*, lui enlèvent une partie de son cytoplasme, pendant que les cellules superficielles déjà formées se divisent elles aussi activement. Finalement, la segmentation complète de l'œuf devient totale comme le montre la figure xxvii. On voit cependant, encore à la périphérie de cette figure, quelques petits *plasmodes* contenant plusieurs mitoses, indiquant une régularisation cellulaire très prochaine. L'œuf est alors au stade *morula* (fig. xxvii).



FIG. XXVIII. Stade *Planula* : différenciation des cellules périphériques. $\times 60$.

A ce stade, l'œuf présente l'aspect d'une sphère entourée d'une membrane anhiste, qui ne s'est pas épaissie, mais dont la coloration est deve-

nue plus sombre, indiquant une condensation plus grande de sa substance et par conséquent une plus forte résistance. Cette sphère est remplie de cellules de volume sensiblement égal et toutes en mitose, présentant de très belles figures karyokinétiques. Les substances assimilables, passant très difficilement par osmose à travers sa membrane condensée du spadice dans son intérieur, l'œuf se détache alors du blastostyle, retenu par le premier clasper. A ce moment, un clasper supplémentaire vient se fixer à un point diamétralement opposé au disque de fixation du premier clasper. L'évolution de la morula peut ainsi se produire sans accident.

Au stade suivant (fig. xxviii), la multiplication des cellules de la morula a continué avec intensité, donnant une sphère à cellules centrales très nombreuses, polyédriques par pression réciproque, ayant à peine 20 μ de diamètre, avec un noyau de 5 μ de diamètre et toutes au repos. Les cellules périphériques prennent un aspect tout particulier, premier indice de la différenciation des cellules ectodermiques. Cette transformation commence dans la partie de la morule en contact avec le clasper primitif et s'irradie progressivement des 2 côtés de la surface de la morule pour atteindre finalement le pôle opposé. Les 2 ou 3 rangées de cellules périphériques, qui étaient polyédriques, s'allongent considérablement vers l'intérieur, deviennent cylindriques, atteignant jusqu'à 100 μ de hauteur et se disposent très symétriquement. Elles délimitent déjà dans la planule deux parties très différentes : une partie centrale, pleine de petites cellules polyédriques qui devient l'endoderme ; une écorce externe, formée de 2 ou 3 assises de hautes cellules cylindriques, fixées sur la membrane anhiste de l'œuf et s'allongeant vers son intérieur ; ces cellules périphériques deviennent l'ectoderme.

A ce stade, toutes les cellules de la planule sont au repos et l'on voit se produire, dans leur cytoplasme, une élaboration intensive de substances nutritives ; la multiplication cellulaire précédente, ayant épuisé toutes les réserves formées, et l'embryon ne recevant plus rien du corps de la mère.

La figure 16, planche II, représente une cellule centrale de la planule. Le noyau est au repos, entouré d'une couche de cytoplasme très finement granuleux. La chromatine, régulièrement répartie en chromioles, de taille à peu près égale, sur un réticulum serré. La membrane nucléaire porte quelques grains chromatiques et renferme un suc nucléaire clair. Dans le cytoplasme, se trouvait une pseudocellule englobée, qui a dégénéré en très grande partie en globules à aspect de petits noyaux, avec grain chromatique central. Le reste de la pseudocellule, forme une masse

à points noirs et blancs, présentant des expansions irrégulières, qui se détachent progressivement. Chaque globule devient uniformément coloré, s'étire en *haltère*, dont les extrémités se séparent donnant, en définitive, des grains de plus en plus petits, assimilables.

La figure 17, planche II, représente une autre cellule centrale de la morule. Ici, le noyau s'est divisé par 2 mitoses successives, sans division consécutive du cytoplasme. Le processus de transformation de la pseu-

docellule en globules bourgeonnants, donnant des granules de plus en plus minimes, est beaucoup plus net.

La pseudocellule, ne doit pas être considérée comme un élément mort, subissant une dégénérescence qui se traduit par une fragmentation et une digestion consécutive des fragments. Si elle ne peut plus exister, sous forme de noyau dans l'œuf, ou dans les cellules de la planule, sa

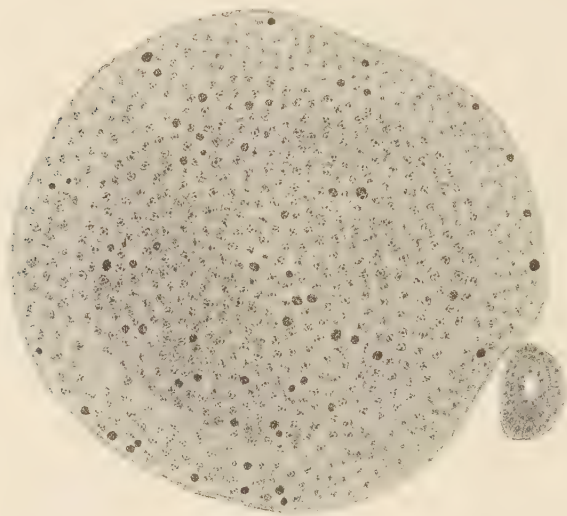


FIG. XXIX. Stade *Planula* : apparition des filaments qui formeront la membrane anhiste de séparation entre l'ectoderme et l'endoderme. $\times 60$.

chromatine impuissante à s'accroître, sous forme de chromosomes, subit une évolution par sa mise en liberté sous forme de grains, qui se multiplient par bourgeonnement, se répandent dans tout le cytoplasme de la cellule, et en constituent les corps figurés.

Dans la planule, qui a atteint son volume maximum et qui est formée d'un nombre considérable de petites cellules au repos, la couche externe se différencie, de plus en plus nettement, de la partie centrale. Les cellules périphériques, solidement fixées par leur extrémité à la membrane anhiste de l'œuf comme à une basale, s'allongent de plus en plus, par leur extrémité libre, arrondie, vers l'intérieur. Leur longueur a considérablement augmenté. Il apparaît ainsi un vide entre l'écorce et la partie centrale, dans lequel se montrent de petits filaments, très minces de substance anhiste, parallèles à la surface de l'œuf (fig. XXIX).

D'où proviennent ces filaments ? Quelles cellules donnent naissance à la matière transparente qui les constitue ? Il est bien difficile de l'affirmer cependant, l'origine endodermique me paraît probable, ces filaments se montrant au début étroitement appliqués contre les cellules endodermiques. D'ailleurs KOROTNEFF, chez la *Myriothèle*, et KOWALEVSKY, chez

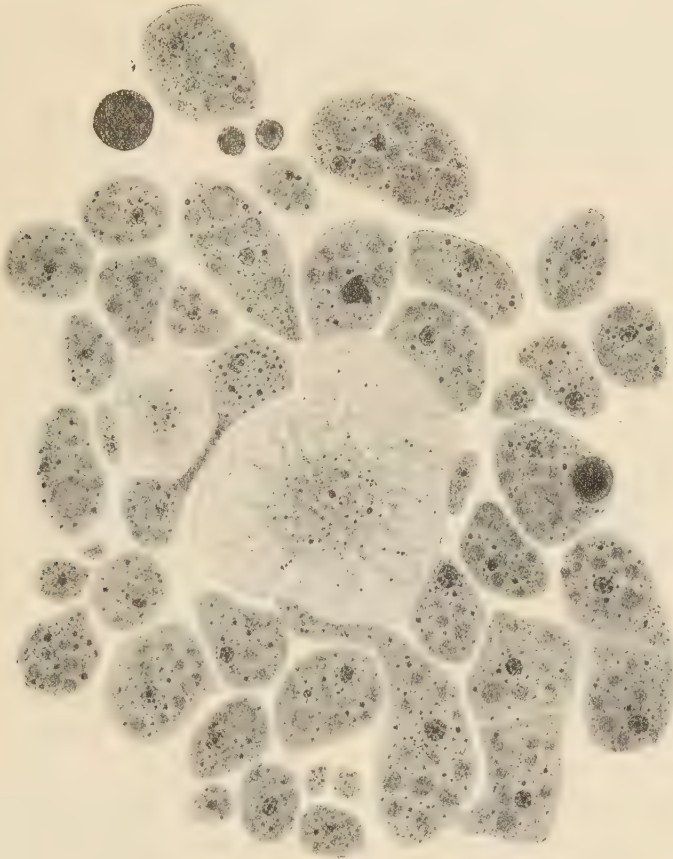


FIG. XXX. Les cellules centrales de l'endoderme de la *planule* dégénérante. $\times 540$.

Alcyonium digitatum, ont vu la mésoglée définitive apparaître beaucoup plus tard que la couche gélatineuse appliquée contre l'endoderme, indiquant nettement sa dérivation aux dépens de celui-ci.

Ces filaments augmentent très vite de nombre et constituent bientôt une membrane continue, transparente, paraissant formée de fibres très fines et poussant des prolongements très nombreux entre les cellules ectodermiques et entre les cellules endodermiques. C'est la mésoglée de

1 μ d'épaisseur, qui a même structure et même aspect que l'enveloppe externe de l'œuf.

Les modifications ultérieures vont avoir leur siège dans l'endoderme. Cet endoderme, qui forme la partie centrale de la larve, est composé d'un nombre énorme de petites cellules. Toute cette masse de cellules, isolées de l'extérieur par l'ectoderme et la mésoglée, vit pendant un certain temps sur ses propres réserves. Celles-ci finissent par s'épuiser, et les échanges devenant presque impossibles, les cellules centrales de la masse endodermique vont commencer à dégénérer. C'est ce que nous montre la



FIG. XXXI. Formation de cavités dans la partie centrale de l'endoderme de la *planule* par dégénérescence des cellules. $\times 60$.

figure xxx, dans laquelle on aperçoit une partie centrale très claire, formée par la fusion de 2 ou 3 cellules ; en son milieu, une partie granuleuse montre des grains basophiles, les uns encore fortement colorés, les autres, avec des teintes noires foncées. Ce sont les restes des noyaux. Cette partie centrale est formée par un réseau plasmatique, dans les mailles duquel le hyaloplasme est devenu très abondant, formé par la dégénérescence des cellules environnantes. C'est un plasmode formé par une *dégénérescence aqueuse* à grandes vacuoles.

Ce processus, commencé au centre de la masse endodermique, se répète en de nombreux endroits, comme le représente la figure xxxi. La masse endodermique se montre ainsi creusée de nombreux espaces clairs, qui paraissent vides et sont reliés par des ponts cellulaires. La partie

centrale de la larve présente l'aspect d'un réseau dont la partie externe, continue, deviendra l'endoderme définitif et dont les travées sont appelées à disparaître progressivement. En réalité, ces espaces clairs sont remplis de liquide, contenant encore quelques substances nutritives qui seront assimilées. On y rencontre quelques pseudocellules non transformées, utilisées plus tard. Les ponts de substance dégénèrent eux-mêmes insensiblement, constituant des vacuoles de plus en plus grandes et finalement tout le centre de l'embryon est occupé par une seule vacuole, qui sera la cavité gastro-vasculaire de la larve, encore fermée, remplie du liquide nourricier provenant de la dégénérescence des cellules centrales. L'endoderme a pris, à ce stade, ses caractères définitifs (fig. XXXII). Il est formé d'une seule assise de cellules, appliquées contre la mésoglée, mais présentant de nombreuses villosités formées chacune d'un axe solide de cellules petites et nombreuses.

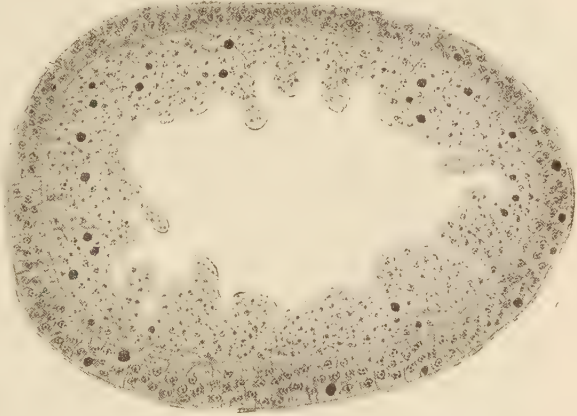


FIG. XXXII. Les cavités centrales de la *planule* se sont fusionnées pour former la cavité gastro-vasculaire définitive. $\times 60$.

Ainsi, la surface d'absorption de l'endoderme est augmentée dans des proportions considérables. L'ectoderme est composé de 2 ou 3 assises de cellules, les noyaux des assises profondes, en contact avec la mésoglée, présentant un caractère embryonnaire nettement marqué. A ce stade, l'embryon est toujours enfermé dans son enveloppe et retenu au corps de la mère par 2 claspers ; il prend une forme allongée.

En général, chez les *Hydraires*, c'est à ce moment que l'embryon devient libre, et l'apparition des tentacules a lieu, après sa mise en liberté. Ainsi les tentacules sont en général des formations *post-embryonnaires* et poussent sous forme d'évaginations, vers l'extérieur. Au contraire, chez la *Myriothèle*, les tentacules vont apparaître dans l'embryon, non encore libéré ; ils seront donc des formations embryonnaires et ne pouvant, à cause de l'enveloppe de l'embryon, se développer par évagination à l'extérieur, ils se formeront par invagination vers l'intérieur.

La figure XXXIII représente, à un fort grossissement, la coupe d'une partie de la paroi de l'embryon. L'endoderme forme une seule assise de cellules cylindriques, très hautes, bourrées de sphérules nutritives, et est dépourvu à cet endroit de villosités. L'ectoderme, plus étroit, montre une poussée vers l'intérieur, produite par l'allongement très considérable de ses cellules. Il semble étiré vers l'endoderme, qu'il refoule. Les noyaux ectodermiques de la périphérie sont en mitose et les produits émigrent

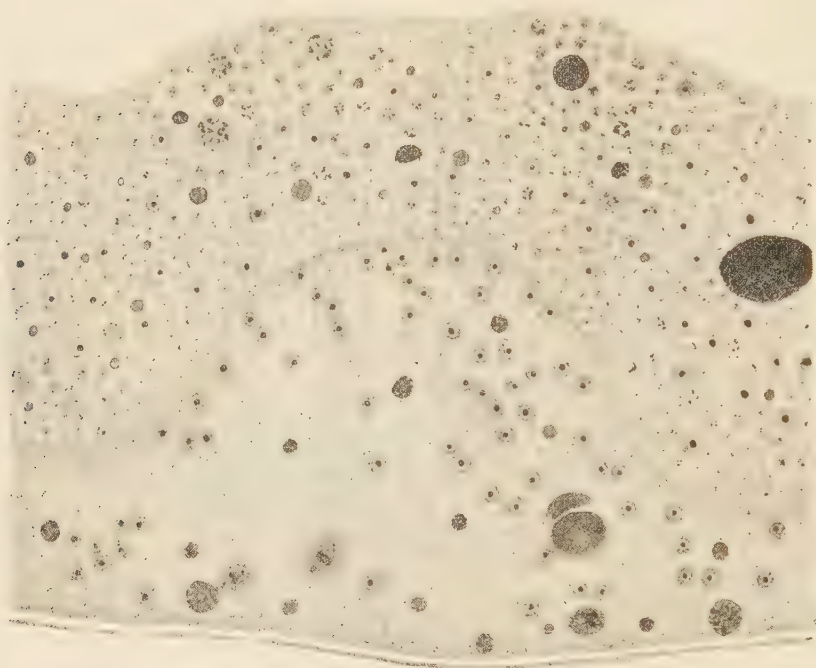


FIG. XXXIII. Coupe d'une partie de la paroi de la *planule* montrant la formation de l'invagination ectodermique pour donner le *tentacule provisoire*. $\times 360$.

vers le fond de l'invagination, formant un massif germinatif, à nombreux noyaux. Ces poussées vers l'intérieur deviennent de plus en plus nombreuses et constituent les rudiments des tentacules provisoires, de la future larve libre. Ces invaginations s'enfoncent de plus en plus, refoulent devant elles l'endoderme qui les coiffe, et réduisent dans de notables proportions, la cavité gastrique de l'embryon. Le fond de l'invagination se renfle en une tête dont les cellules s'allongent, orientant leur grand axe dans un sens perpendiculaire à la surface de l'embryon. Une fente apparaît alors, dans la partie médiane de l'invagination, au-dessous de la

tête, divisant ainsi ce massif de cellules primitif en 2 assises latérales de cellules, séparées par une lame de substance anhiste (fig. xxxiv). Dès lors, une poussée inverse commence à se produire, au milieu de la tête du tentacule primitif, formant un étranglement basillaire, qui est le stade initial de l'évagination du tentacule. La fente initiale s'est transformée en canal, qui intéresse l'ectoderme de l'embryon et aboutit à la membrane d'enveloppe. La tête du tentacule poursuit son évagination et vient s'appliquer contre la membrane externe, au contact de laquelle il restera jusqu'à la rupture et la mise en liberté de l'embryon (fig. xxxv). A ce moment, les nématocystes font leur apparition sur la tête des tentacules évaginés, se formant aux dépens de nombreux noyaux placés à la partie profonde de l'ectoderme. Les tentacules provisoires complètement formés sont arrêtés dans leur dévagination, par l'enveloppe de l'œuf.

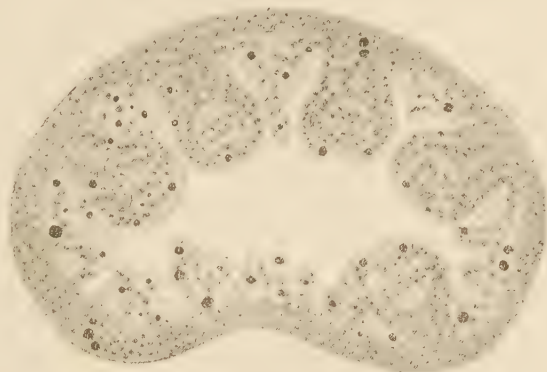


FIG. XXXIV. Formation des *tentacles provisoires* de la larve. $\times 60$.

Les tentacules définitifs vont prendre naissance par un processus inverse. On peut voir (fig. xxxv), entre les tentacules provisoires, de petites évaginations produites par une poussée endodermique pleine qui refoule l'ectoderme qui la coiffe. Il se forme ainsi, des sortes de massifs cellulaires endodermiques qui se renflent en tête à leur extrémité, têtes autour desquelles les cellules ectodermiques se disposent très régulièrement, en une seule assise nettement délimitée des cellules voisines ectodermiques, par une lame de substance anhiste. La tête du tentacule définitif atteint finalement la membrane d'enveloppe de l'œuf, sur laquelle il exerce une poussée, se traduisant par une petite saillie visible extérieurement à la surface.

Le cône de fixation, qui correspond à la partie postérieure du futur animal, et le cône buccal, qui correspond à la partie antérieure, se forment par le processus d'évagination et ont été bien décrits par KOROTNEFF (1880).

L'embryon arrive ainsi à son complet développement. Ses tentacules

provisoires, au nombre d'une vingtaine, font leur évagination simultanée et complète à l'extérieur ; les tentacules définitifs apparaissent à la partie antérieure, comme de petites protubérances placées entre les tentacules provisoires. A ce moment, l'embryon a des mouvements actifs, très prononcés, dans l'intérieur de son enveloppe : les tentacules provisoires



FIG. XXXV. Début de la formation des *tentacules définitifs* de la larve. $\times 90$.

se contractent, puis se relâchent brusquement et, par ces mouvements répétés, finissent par rompre l'enveloppe, produisant une brèche dans laquelle l'embryon s'engage et devient libre dans l'eau environnante.

La larve, devenue libre, va modifier sa structure. Les tentacules définitifs poursuivent activement leur croissance, pendant qu'à la partie antérieure du corps, les tentacules provisoires commencent leur régression. Ils se flétrissent et tombent d'avant en arrière. La bouche se forme par écartement des cellules du cône buccal. La larve se fixe, au moyen de la sécrétion des cellules glandulaires du cône de fixation postérieur qui s'aplatit et donne naissance au stolon et à ses rhizoïdes.

§ II. — Historique et critique

Déjà, en 1853, COOKS étudiait le développement de l'embryon de la *Myriothèle* ; il observait la formation des tentacules provisoires, si caractéristiques, observation confirmée d'ailleurs, l'année suivante, par ADLER, mais ces deux savants, ainsi que HINCKS en 1868, ne poussaient pas plus loin leurs investigations. L'embryologie de la *Myriothèle* a été décrite pour la première fois d'une façon sérieuse par ALLMAN (1880). L'œuf fécondé se divise en une grande quantité de petits corps arrondis, qui ne sont pas autre chose que des cellules, produites par la segmentation ; c'est le stade *morula*, après lequel l'ectoderme et l'endoderme à plusieurs couches de cellules se différencient, transformant la *morula* en *planula* non ciliée, par apparition d'une cavité centrale. Plusieurs invaginations intéressant l'ectoderme et l'endoderme se produisent, donnent en se dévaginant et faisant éclater l'enveloppe de la larve, les *tentacules provisoires*. Entre eux, apparaissent d'autres petits tentacules, qui augmenteront de nombre et deviendront les *tentacules définitifs*. La larve, devenue libre, nage pendant plusieurs jours, grâce aux mouvements des longs tentacules provisoires, puis se fixe. Les longs tentacules se détachent et disparaissent, puis la bouche se perce et par l'apparition de ses blastostyles, le corps de la *Myriothèle* est divisé en 3 régions : la région tentaculaire, le gonosome et la région de fixation.

ALLMAN décrit et analyse bien toutes les observations *macroscopiques*, mais n'apporte aucun détail *microscopique*. Cela peut s'expliquer, par le peu de données exactes que l'on possédait, encore, à cette époque, sur la fécondation et la première mitose de segmentation et par une technique et des moyens d'observation défectueux. C'est pourquoi les premiers stades de développement de l'œuf de la *Myriothèle* lui sont passés complètement inaperçus.

Pour KOROTNEFF (1880), dès que la fécondation est opérée, il apparaît dans l'œuf des éléments cellulaires disséminés. Ces éléments sont-ils formés librement, ou proviennent-ils de la vésicule germinative ? Dans son premier travail (1880), KOROTNEFF ne peut pas le certifier, n'ayant pas eu, dit-il « l'occasion d'observer le stade à un très petit nombre de cellules ». Dans son deuxième travail (1888), KOROTNEFF a pu, grâce à un matériel abondant, compléter ses recherches, ce qui lui permet de « constater, d'une manière tout à fait irrécusable, la valeur de ses observations

précédentes ». Pour lui, le développement embryonnaire de la *Myriothèle*, présente un caractère exclusif, qui se manifeste par l'absence complète de *segmentation*, soit directe, soit indirecte. Cependant METSCHNIKOFF (1882), l'avait mis en garde, en élevant des doutes sur la possibilité d'une exception embryologique pareille. Les éléments cellulaires, composés chacun d'un noyau entouré d'une petite quantité de cytoplasme, apparaissent d'abord au centre de l'œuf, se multiplient par division et gagnent la périphérie, après leur formation. Ils remplissent ainsi l'ectoplasme, puis l'endoplasme de l'œuf. Ces éléments se développent aux dépens du plasma et des globules vitellins très nombreux. L'œuf est une *morula*, dans laquelle se différencie un ectoderme épais et un endoderme central. Entre l'ectoderme et l'endoderme, se dépose, en de nombreux endroits, une substance sans structure définie, sous forme d'une bandelette qui s'élargit et constitue la mésoglée, d'origine endodermique. L'embryon est devenu *planula*. Les cellules centrales endodermiques se fusionnent entre elles, formant un plasmode à nombreux noyaux, qui dégénèrent et disparaissent, tandis que son plasma est finement granuleux et contient des globules vitellins. Du centre de la larve, ce processus gagne vers la périphérie, englobant tous les éléments de l'endoderme, sauf les cellules périphériques endodermiques, appliquées contre la mésoglée. KOROTNEFF décrit ensuite en détail la formation des tentacules provisoires, la mise en liberté de la larve, les tentacules définitifs et sa fixation. La grosse erreur de KOROTNEFF sur le développement embryonnaire de la *Myriothèle* tient à ce qu'il n'a vu ni pronucléus mâle, ni pronucléus femelle, et ni, par conséquent, noyau de conjugaison. C'est pourquoi il admet la formation d'éléments cellulaires dans l'œuf, non par la division du noyau de conjugaison, mais librement, ce qui prouve que les stades les plus jeunes qu'il a examinés sont des stades avancés (morule), puisque la division du cytoplasme a eu lieu.

Dans la planule, KOROTNEFF ne voit pas la dégénérescence des cellules endodermiques centrales se produire en beaucoup d'endroits, donnant naissance à de multiples cavités claires, séparées par des ponts cellulaires, avant leur réunion en une seule grande cavité centrale, future cavité gastro-vasculaire.

§ III. — Conclusion

Le développement de l'œuf de la *Myriothèle* se produit de la façon suivante : le premier fuseau de segmentation se forme par division du spermocentre, écartement de 2 centrosomes-filles, constituant l'ébauche de

ce premier fuseau. Le premier fuseau de segmentation est minuscule ($12\ \mu$ d'écartement des pôles) comparé aux dimensions de l'œuf (1 mm. de diamètre). C'est pourquoi, la première karyokinèse, et un grand nombre de suivantes, ne sont pas accompagnées de cytodiérèses, les centrosomes ne pouvant exercer efficacement leur action sur une masse de cytoplasme aussi considérable.

Autour du premier fuseau de segmentation, se produit une multiplication par bourgeonnement excessivement active, qui donne naissance à un très grand nombre de globules vitellins, qui se répandent uniformément, dans toute l'étendue du cytoplasme de l'œuf. Ce sont les pseudo-cellules qui se montrent d'abord sous la forme d'une sphère homogène chromatique, se divisant en de nombreux globules à aspect de petits noyaux : grain chromatique central, entouré d'un espace clair. Ces globules voient la chromatine les transformer en masse homogène très colorée, bourgeonner, et mettre en liberté de très nombreux globules vitellins, qui constituent le matériel nutritif de l'œuf en développement.

La première karyokinèse n'est pas suivie de cytodiérèse et la multiplication des noyaux est très active, c'est pourquoi il est très difficile de rencontrer de très jeunes stades, avec reconstitution des noyaux.

Dès que la segmentation de l'œuf est commencée, au stade de 8 noyaux le plus souvent, le premier clasper se fixe sur l'œuf, permettant à celui-ci de poursuivre son développement sans risquer d'être entraîné au loin. La fixation du clasper à l'œuf se fait, grâce à une sécrétion produite par les cellules ectodermiques de la tête du clasper.

Lorsque l'œuf a 32 noyaux, ceux-ci se concentrent à l'hémisphère dont les claspers occupent le centre. De la sorte, les cytodiérèses sont possibles.

A ce stade, l'œuf est donc formé d'un hémisphère divisé en cellules en mitoses actives, et d'un hémisphère formant plasmode indivis dont le volume diminue progressivement. Finalement, tout le cytoplasme de l'œuf est segmenté, en masses distinctes à peu près égales, entourant chacune un noyau et gouvernées par lui. L'œuf est au stade morula, dont toutes les cellules en mitose donnent, en dernier lieu, des cellules très petites qui se mettent au repos.

L'œuf, se détachant alors du blastostyle, est saisi par un clasper, au point diamétralement opposé au point de fixation du premier.

Les cellules périphériques de la morule s'allongent vers l'intérieur, pour différencier un ectoderme à 2 ou 3 assises de cellules. Les cellules

centrales, qui constitueront le futur endoderme, ne recevant plus de matières nutritives du corps de la mère, produisent une élaboration intensive de celles qu'elles ont en réserve (pseudocellules). Puis, se différencie la mésogée, aux dépens de l'endoderme. L'œuf est au stade *planula*. L'amas central de cellules endodermiques se creuse d'une grande cavité centrale, par fusion de nombreuses cavités partielles. Cette cavité est remplie de liquide formant un *plasmode*, utilisé comme milieu nutritif pour le nouvel endoderme, constitué par une seule assise de cellules, présentant en maints endroits de nombreuses villosités.

L'embryon, est au stade *plano-gastrula*, enfermé dans la membrane de l'œuf. Ne pouvant être mis en liberté pour des raisons particulières, l'œuf forme cependant des tentacules, d'abord des tentacules provisoires, plus tard des tentacules définitifs. Les premiers, par invagination de l'ectoderme, suivie de dévagination, les seconds par évagination de l'endoderme et de l'ectoderme.

La larve mise en liberté s'allonge, différencie un *cône de fixation* postérieur qui s'aplatit en *stolon*, qui pousse des *rhizoïdes*. A la partie antérieure, le *cône buccal* se différencie, et ses cellules s'écartent pour constituer la bouche.

La larve est devenue jeune polype, elle s'allonge et différencie les trois parties de son corps : partie antérieure, avec tentacules provisoires qui disparaissent et tentacules définitifs très nombreux (plus de mille) ; partie médiane, où se forment les blastostyles avec gonophores et partie postérieure ou de fixation.

CHAPITRE IX

L'HERMAPHRODISME DE LA MYRIOTHÈLE

§ I. — Le gonophore hermaphrodite de la Myriothèle

Chez les *Hydres*, les bourgeons reproducteurs (méduses, gonophores, sporosacs) mâles et femelles sont portés par des rameaux de la colonie, appelés *blastostyles*. Dans le cas à peu près général, les sexes sont séparés, c'est-à-dire que les bourgeons reproducteurs mâles sont fournis exclusivement par une colonie, les bourgeons reproducteurs femelles, par une autre

colonie. Cependant, la même colonie peut quelquefois porter des bourgeons reproducteurs mâles et des bourgeons reproducteurs femelles, mais chaque blastostyle de la colonie porte entièrement l'un ou l'autre sexe. La *Myriothèle* fait exception à cette règle, non seulement elle possède des bourgeons reproducteurs à l'état de gonophores des deux sexes, chez le même individu, mais encore, sur chaque blastostyle, on trouve des gonophores mâles et des gonophores femelles ; les mâles moins nombreux et placés distalement par rapport aux femelles. La *Myriothèle* est donc un Hydraire *hermaphrodite*, puisque la colonie présente les deux sexes, mais à hermaphrodisme *plus condensé* que celui des autres Hydraires hermaphrodites, puisque les deux sexes se trouvent côte à côte, sur le même blastostyle. Cette condensation est encore poussée beaucoup plus loin par la présence du *gonophore hermaphrodite* dans lequel, comme nous allons le voir, les éléments mâles et les éléments femelles se rencontrent dans le même gonophore.

Kristine BONNEVIE (1898) a simplement signalé, chez *Hydractinia humilis* Bonn. et chez *Tubularia asymmetrica* Bonn. la présence du gonophore hermaphrodite, sans fournir ni un dessin, ni une description sommaire. Chez *Myriothéla Cocksii*, je l'ai rencontré fréquemment, dans mes récoltes d'hiver ; cependant, aucun observateur ne l'avait encore signalé. J'en suis d'autant plus surpris que, sur certaines de mes préparations, les gonophores hermaphrodites sont presque aussi nombreux que les gonophores exclusivement mâles. Je ne peux pourtant pas supposer qu'aucun des chercheurs n'ait fait de récolte, à la saison froide, puisque c'est l'époque où les gonophores sont le plus nombreux, présentant tous les stades de développement.

L'hermaphrodisme se présente, dans le gonophore, à un stade de développement plus ou moins avancé de celui-ci. Il apparaît : 1^o à un stade très jeune (fig. 18, pl. III) ; le gonophore a alors sa cavité germinale divisée en deux parties à peu près égales par le plan de symétrie ; la moitié droite, pleine de spermatogonies, la moitié gauche, pleine d'ovogonies. Ce gonophore, d'abord hermaphrodite, devient définitivement mâle fonctionnel.

2^o A un stade beaucoup plus avancé où la cavité germinale est très grande, le gonophore ayant acquis sa taille adulte, cette cavité germinale est remplie d'ovocytes. A ce stade, 2 cas bien tranchés peuvent se présenter, qui donneront, en définitive, 2 gonophores tout à fait différents.

a) Les ovocytes contenus dans la cavité germinale sont tous égaux.

Le gonophore devient *hermaphrodite transitoire*, puis finalement gonophore *mâle fonctionnel*.

b) Un des ovocytes, celui qui normalement doit donner l'œuf définitif, a pris le pas sur les autres, et a commencé son accroissement, par vacuolisation. Le gonophore, d'abord femelle, devient définitivement *hermaphrodite fonctionnel* et il y a *autofécondation étroite*.

Nous allons examiner séparément chacun des trois cas ci-dessus.

a) 1^{er} cas. *Apparition de l'hermaphrodisme à un stade très jeune du gonophore*.

La figure 18, planche III, représente ce stade. Le gonophore a la structure du gonophore normal : ectoderme non encore aplati, mésoglée, endoderme formant les deux lamelles, avec rudiment de canal circulaire, épithélium sub-ombrelle aplati, la cavité ombrelle limitée inférieurement par un épithélium sous-ombrelle très mince, qui recouvre directement la masse germinative. Le spadice s'enfonce profondément dans le gonophore, réduisant considérablement le volume de celui-ci. Son endoderme présente de nombreuses villosités, bourrées de sphérules nutritives, qui forment une réserve alimentaire considérable, utilisée par la masse germinale en développement.

Cette masse germinale a la forme d'un croissant ayant 40 μ de largeur, formé de deux moitiés, droite et gauche différentes d'aspect. La moitié droite, plus claire, est constituée par un très grand nombre de petites cellules à noyaux ayant de 3 à 4 μ de diamètre, en division mitotique très active. Ce sont des *spermatogonies*. La moitié gauche, plus sombre, est formée par des cellules moins nombreuses, plus grosses, à noyaux ayant 7 à 8 μ de diamètre ; ce sont des *ovogonies*. Toute cette masse germinale s'est formée aux dépens du plancher de la vésicule médusaire primitive, qui a donné naissance aux cellules progerminales, lesquelles se sont différenciées du côté droit en spermatogonies, du côté gauche en ovogonies. Les spermatogonies se distinguent très nettement des ovogonies : leurs noyaux sont en nombre considérable et presque appliqués les uns contre les autres, la couche de cytoplasme qui les entoure ayant 1/2 μ d'épaisseur environ. Leur structure interne se présente sous forme d'un gros karyosome central très sidérophile, entouré d'une zone claire de suc nucléaire à filaments très rares et d'une membrane parsemée de granules chromatiques nombreux et de petite taille. La plupart des spermatogonies sont en mitose et presque toujours en métaphase. Les centrosomes, très nets, sont dépourvus d'aster, les fuseaux à fibres peu nom-

breuses et bien distinctes. Les chromosomes, sur la plaque équatoriale, forment une masse unique de chromatine, très sidérophile. D'autres spermatogonies, ont leur noyau se préparant à la mitose, montrant leur chromatine disposée en spirème, plus ou moins condensé, quelquefois découpé en chromosomes. Jamais de stade *synapsis*, ce qui indique clairement que ce sont là des spermatogonies qui n'en sont pas à leur dernière génération pour former les spermatocytes I.

Les ovogonies qui occupent la partie gauche de la masse germinale du gonophore, sont beaucoup moins nombreuses. Elles ont de 10 à 15 μ de diamètre. Leur cytoplasme volumineux, beaucoup plus foncé, contient de nombreux grains basophiles ; elles présentent une forme arrondie, leur nombre peu considérable ne les obligeant pas à se presser les unes contre les autres. Leur noyau, de 7 à 8 μ de diamètre, contient un gros nucléole très chromatique, le plus souvent excentrique de 2 μ de diamètre, à partie centrale plus claire ; autour de ce nucléole, une auréole claire, avec quelques rares filaments, puis une zone externe plus large avec de nombreux grains chromatiques anguleux, fixés soit aux filaments plasmatiques, soit à la membrane nucléaire. De rares ovogonies se préparent à la mitose par condensation de la chromatine en spirème, ce qui indique une augmentation très minime de ces éléments.

Quelle est la destinée ultérieure de ce gonophore ? Il est déjà facile de se rendre compte, en examinant la figure 18, planche III, que la partie droite du croissant germinal a empiété sur la gauche ; en d'autres termes, les spermatogonies, par leur multiplication active, s'insinuent entre les ovogonies, assemblées plus lâchement, les isolent par îlots d'ovogonies qui dégénèrent, et servent très probablement de matériel nutritif au développement de nouvelles spermatogonies. Ainsi progressivement, la masse des spermatogonies empiète de plus en plus sur les ovogonies, et finit par occuper toute la cavité germinale du gonophore.

L'évolution des spermatogonies en spermatocytes I et II, spermatides et spermatozoïdes, s'accomplit normalement et la masse spermatique mûre, refoulant le spadice que finalement elle rompt, passe dans la cavité gastrique du blastostyle. De là, les spermatozoïdes peuvent aller féconder les œufs des gonophores voisins. Le gonophore hermaphrodite se transforme donc en gonophore mâle fonctionnel.

b) 2^e cas. *Le gonophore est rempli d'ovocytes de même taille.* — La figure 19, planche III, représente ce stade. Le gonophore mesure à peu

près la taille adulte (800 μ), de sorte que sa paroi extérieure est fortement amincie, mais toujours formée par les trois couches caractéristiques : ectoderme, endoderme et épithélium sub-ombrelleaire. La cavité de la cloche est à l'état virtuel, la masse des ovocytes ayant rejeté l'épithélium sous-ombrelleaire contre la paroi extérieure. L'endoderme du spadice est à ce point développé, que ses villosités remplissent complètement la cavité gastrique, réduite à de minces fentes.

La masse germinale est formée de gros ovocytes de 40 μ de diamètre, tous à peu près égaux et au même stade d'évolution. On observe chez eux des signes évidents de dégénérescence. Leur cytoplasme contient de petits grains basophiles nombreux. Leur noyau ne présente plus l'aspect caractéristique de la vésicule germinative des ovocytes ; la tache germinative, lorsqu'elle existe, se présente sous forme de tache allongée, très décolorée, sa chromatine s'étant dispersée en fines granulations, qui passent dans le cytoplasme. La membrane du noyau a disparu et, réseau plasmatique et chromatine forment le plus souvent un anneau de fines fibres et de granulations à contour diffus. D'autres fois, l'anneau est remplacé par une sphère présentant quelques zones très symétriquement placées, très chromatiques de chacune desquelles part un feutrage très serré de filaments qui les réunit ; à la place de la membrane nucléaire, il y a de nombreux grains basophiles, de différentes tailles, se dispersant progressivement dans le cytoplasme. Tout ceci, représente l'aspect d'un gonophore femelle dont les éléments génitaux, frappés de dégénérescence, sont appelés à disparaître.

Si l'on suit attentivement la séparation entre la masse germinale des ovocytes et l'endoderme gastrique, l'on voit dans la partie de l'endoderme appliqué contre la mésoglée, en un certain point, une active prolifération par mitose de petits noyaux germinatifs qui forment de véritables petits îlots de noyaux minuscules ayant 2 μ au maximum de diamètre. Ces petits noyaux à Karyosome central très sidérophile, et à chromatine en fins granules très régulièrement répartis, sont noyés dans une mince couche de cytoplasme très fin. Ces petits éléments traversent la mésoglée, qui paraît dissociée, là où a eu lieu leur passage. On les trouve à ce stade figure 19, planche III. La mésoglée paraît ainsi se résoudre en fibres qui s'insinuent entre les ovocytes, pour, semble-t-il, frayer un chemin aux petits noyaux endodermiques migrants. C'est de la sorte que ces éléments atteignent l'épithélium sous-ombrelleaire, qui recouvre la masse des ovocytes. Etant donné la structure de ces noyaux et leur destination future, nous devons

reconnaître, sans aucun doute possible, des *spermatogonies*, qui se divisent très activement. On y trouve, en effet, de très nombreuses mitoses de noyaux en métaphase. Les centrosomes, vivement colorés, ne présentent pas d'aster ; le fuseau très court montre, à son équateur, les chromosomes à l'état de masse très basophile. Les spermatogonies forment ainsi, une plage de cellules de plus en plus grande, qui est appliquée par sa large base contre la membrane anhiste qui sépare l'endoderme gastrique de la masse des ovocytes (fig. 20, pl. III). Cette plage envoie des prolongements formés de spermatogonies en file, entre les ovocytes qu'ils entourent complètement. Ces ovocytes dégénèrent, leur noyau se résout en fins grains, qui s'éparpillent dans le cytoplasme et il n'est pas rare de voir, dans la masse des spermatogonies, la place entière occupée précédemment par un ovocyte, sous forme de cercle de cytoplasme clair où toute trace de noyau et même de chromatine a totalement disparu. Très probablement, ces ovocytes dégénérés représentent un matériel nutritif très précieux, pour le développement intensif des spermatogonies. C'est ainsi (fig. 21, pl. III) que toute une partie latérale du gonophore est presque entièrement envahie par les spermatogonies. Seuls, quelques ovocytes situés à la périphérie sont encore reconnaissables, mais ne tarderont pas à dégénérer et à disparaître. La partie latérale opposée de ce gonophore est remplie d'ovocytes peu dégénérés. Le même phénomène va se reproduire et on pourra voir de petits noyaux germinatifs de la base de l'endoderme gastrique traverser la mésoglée, s'insinuer en se multipliant entre les ovocytes et provoquer la dégénérescence de ceux-ci. L'envahissement et la dégénérescence des ovocytes se produit donc, du centre du gonophore vers la périphérie, d'abord d'un côté du gonophore, puis de l'autre. Cependant on peut quelquefois assister au phénomène inverse (fig. 22, pl. III). Ici les spermatogonies, après leur passage à travers la mésoglée, s'insinuent en files à travers les ovocytes jusqu'à l'épithélium sous-ombrelle. Arrivées là, elles se multiplient activement et s'étendent en plage contre cet épithélium. La dégénérescence des ovocytes se fait alors en sens contraire, c'est-à-dire que les ovocytes périphériques dégénèrent les premiers, puis la dégénérescence continue, de la périphérie vers le centre du gonophore. Le nucléole disparaît le premier, laissant à sa place une tache claire. La chromatine se dispose en un certain nombre d'amas à peu près égaux, présentant de nombreux prolongements rayonnants, qui s'entrecroisent avec les prolongements des amas voisins, formant ainsi un *lacis* parsemé de taches plus sombres, à aspect étoilé. Puis

les prolongements disparaissent, comme s'ils avaient été rétractés; les petits amas prennent une coloration intensive, sont sphériques, à bords également découpés. L'ancien ovocyte est reconnaissable encore à son contour externe. Son noyau est régulièrement divisé en petites sphères claires égales, possédant chacune un amas chromatique central, donnant l'illusion, au premier abord, de noyaux des spermatogonies voisines au stade spirème. Finalement, chaque petit amas chromatique se résout en granules qui se dispersent dans le cytoplasme environnant.

Toute la lignée de la spermatogénèse va se produire dans ce gonophore dont la cavité germinale est pleine de spermatogonies. Les spermatocytes I, avec le stade *synapsis* caractéristique, apparaîtront contre la mésoglée, puis progressivement l'évolution se propagera du centre vers la périphérie donnant : *spermatocyte* II, *spermatides* et *spermatozoïdes*. Toute la masse spermatique exercera une violente pression sur le spadice, qui sera refoulé vers la cavité gastrique du blastostyle. Comme dans le cas précédent, après la rupture, les spermatozoïdes mis en liberté passeront dans la cavité du pédoncule d'un gonophore femelle et l'un d'eux ira féconder l'œuf.

Donc, dans ce cas, le gonophore, d'abord femelle non fonctionnel, devient *hermaphrodite transitoire*, puis change complètement de sexe, pour devenir gonophore *mâle fonctionnel*.

c) 3^e cas. *Le gonophore est rempli d'ovocytes de même taille, sauf un qui deviendra l'œuf définitif.*

La figure 23, planche III, représente ce cas qui a même aspect général que celui que nous venons de décrire. La cavité germinale est pleine d'ovocytes tous sensiblement égaux, sauf un placé contre l'endoderme du spadice, au sommet et dans le plan de symétrie du gonophore ; il donne normalement l'œuf définitif. Il a déjà pris un volume plus grand que les ovocytes voisins ; son noyau qui s'est vacuolisé, a un gros nucléole achromatique, sa chromatine s'étant dispersée sur les fibres du réseau. Il n'a encore fusionné aucun ovocyte, son cytoplasme ne présentant pas trace de pseudocellules ; c'est donc, par croissance propre, grâce au matériel nutritif que lui fournit, par osmose, l'endoderme gastrique sur lequel il s'étale largement, qu'il a pu prendre le pas sur les ovocytes voisins. A partir de ce stade le fusionnement va commencer et devenir très actif. On voit alors se produire, au pôle du gonophore diamétralement opposé, le passage de petits noyaux germinatifs de la base de l'endoderme gastrique, à travers la

mésoglée. Ces petits noyaux, entourés d'une mince couche de cytoplasme étiré, s'insinuent entre les ovocytes, comme dans le cas précédent. De sorte que, dans le même gonophore, 2 processus très différents l'un de l'autre se déroulent simultanément : l'un donne lieu à la formation de l'œuf par fusion progressive et dégénérescence des noyaux des ovocytes fusionnés ; l'autre donne lieu à l'envahissement du pôle opposé par les spermatogonies, leur infiltration entre les ovocytes qu'elles entourent, provoquent leur dégénérescence et s'en servent très probablement, comme matériel utritif. Ces deux processus poursuivent leur évolution, on arrive au stade représenté par la figure 24, planche III, dans lequel la partie gauche est remplie de spermatozoïdes à queues très longues, tandis que la partie droite est totalement occupée par l'œuf. Le volume de l'œuf, étant plus considérable que celui du sperme, le spadice a été déjeté à gauche et la pression externe exercée a fait éclater la paroi du gonophore au sommet. Une partie du cytoplasme de l'œuf fait ainsi saillie à l'extérieur sous forme de *hernie*. De nombreuses pseudocellules peu dégénérées sont condensées en amas, en des points divers. L'œuf et le sperme sont encore limités extérieurement par l'épithélium sous-ombrelle.

A partir de ce stade, un changement complet va se produire dans la disposition interne et l'équilibre du gonophore. La pression considérable de toute la masse génitale du gonophore refoule complètement le spadice vers la partie inférieure. L'œuf se place alors à l'hémisphère supérieur, tandis que le sperme gagne l'hémisphère inférieur (fig. 23, pl. III). A ce moment, l'œuf fait sa réduction chromatique en expulsant ses deux globules polaires. Il est mûr, le gonophore s'ouvre au pôle apical, par écartement des cellules de sa paroi ectodermique, qui lui forment à la base comme un piédestal. Les spermatozoïdes remontent par les parties latérales de l'œuf et l'entourent à peu près complètement, mais toujours beaucoup plus condensés à la base. L'un d'eux pénètre de ce côté, forme un pronucléus mâle qui va s'accoler au pronucléus femelle. La fécondation est opérée. On peut donc affirmer qu'il y a *autofécondation étroite* puisque j'ai pu voir la pénétration du spermatozoïde et le rapprochement des deux pronucléus.

Donc, dans ce cas, le gonophore d'abord femelle non fonctionnel, devient *hermaphrodite définitif fonctionnel*, avec *autofécondation étroite*.

L'hermaphrodisme chez la *Myriothèle* nous montre qu'une même

espèce animale déterminée peut présenter tous les divers aspects de l'hermaphrodisme que l'on rencontre isolément chez les êtres vivants.

Dans le premier cas, où le gonophore jeune est hermaphrodite non fonctionnel, c'est de l'*hermaphrodisme primitif* qui donne un gonophore mâle fonctionnel. Le même phénomène se présente chez la *Myxine*, bien observé par M. et Mme SCHREINER (1905), mais avec cette différence que l'un quelconque des deux sexes s'atrophie et la *Myxine* fonctionne, soit comme mâle, soit comme femelle, tandis que notre gonophore jeune hermaphrodite devient toujours mâle fonctionnel.

Dans le 2^e cas, le gonophore est d'abord femelle non fonctionnel, devient hermaphrodite transitoire non fonctionnel, puis gonophore mâle fonctionnel. C'est de l'*hermaphrodisme secondaire*. Un phénomène tout à fait comparable a lieu chez les *grenouilles* à races sexuellement indifférenciées de WITSCHI, chez lesquelles la glande génitale est d'abord un ovaire ; cet ovaire devient glande hermaphrodite, par migration de jeunes cellules germinales dans les cordons sexuels centraux et enfin la glande hermaphrodite se transforme en testicule fonctionnel.

Enfin, dans le 3^e cas, le gonophore, d'abord femelle non fonctionnel, devient hermaphrodite définitif fonctionnel. C'est encore de l'*hermaphrodisme secondaire*, superposé sur le sexe femelle. Il y a *autofécondation étroite*, le même gonophore produisant œufs et spermatozoïdes mûrs en même temps, ceux-ci se fécondent. C'est le cas observé par HERLANT (1918) chez *Paracentrotus lividus*. MORTENSEN (1920) a décrit, chez les *Ophurides* du genre *Ophiacantha*, 3 espèces vivipares dont l'une est *hermaphrodite vraie*, la 2^e *hermaphrodite protérandrique* et la 3^e à *sexes séparés*. Chez la *Myriothèle*, la même espèce présente des gonophores à sexes séparés, des gonophores hermaphrodites vrais et fonctionnels, des gonophores à hermaphrodisme transitoire et accidentel non fonctionnels. D'autre part, l'hermaphrodisme du gonophore peut être primitif ou secondaire. On y observe l'autofécondation et la fécondation croisée. Je n'ai pas connaissance, d'une autre espèce animale, chez laquelle l'hermaphrodisme se présente sous des aspects si variés.

Dans une note récente, EPHRUSSI (B.) (1923) donne le résultat d'observations faites sur la répartition des gonophores mâles et femelles de *Clava squamata*. Les colonies de *Clava* sont ou entièrement mâles, ou entièrement femelles et comme, suivant les époques de l'année, elles peuvent être ou en nombre égal, ou les colonies mâles plus nombreuses que les colonies femelles, ou les colonies femelles plus nombreuses que les

colonies mâles, EPHRUSSI en conclut qu'elles peuvent changer de sexe. En effet, il observe des colonies hermaphrodites dans lesquelles certains gonophores mâles se sont transformés en gonophores femelles ou vice-versa. On doit donc fatalement y trouver le gonophore hermaphrodite dont EPHRUSSI ne parle pas, comme terme de passage, le changement de sexe ne pouvant avoir lieu, sans qu'il soit possible de fixer ce stade qui doit être très fréquent.

§ II. — Conclusion

L'hermaphrodisme chez la *Myriothèle*, se présente sous de nombreux aspects. La *Myriothèle* est un *Hydraire* hermaphrodite, la colonie présentant des gonophores mâles et des gonophores femelles.

Chez les *Hydraires* hermaphrodites, le blastostyle porte des gonophores des deux sexes, les mâles peu nombreux à la partie distale, les femelles très nombreux à la partie proximale. De plus, il peut y avoir des gonophores hermaphrodites évoluant dans deux directions totalement différentes et pouvant être classés en trois cas particuliers et bien distincts :

1° Le gonophore jeune est hermaphrodite non fonctionnel, se transformant en gonophore mâle fonctionnel. C'est de l'*hermaphrodisme primitif et transitoire*.

2° Le gonophore adulte est rempli d'ovocytes de même taille et au même stade d'évolution. Il devient hermaphrodite transitoire, puis finalement, gonophore mâle fonctionnel. C'est de l'*hermaphrodisme secondaire et transitoire*.

3° Le gonophore adulte est rempli d'ovocytes tous égaux, sauf un à situation bien déterminée, dans le plan de symétrie du gonophore, c'est celui qui donnera l'œuf définitif. Ce gonophore femelle devient gonophore hermaphrodite normal et fonctionnel. Il y aura autofécondation étroite. C'est de l'*hermaphrodisme secondaire*, par transformation du sexe femelle.

TROISIÈME PARTIE

La Tubulaire (Tubularia mesembryanthemum Allm.)

CHAPITRE X

MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE

La *Tubulaire* est un *Hydraire* ayant de 5 à 6 centimètres de longueur, formé d'une tige droite et mince ou *hydrocaule*, à l'extrémité de laquelle se trouve l'*hydranthe*, le plus souvent coloré en rouge; le tout, ressemblant à s'y méprendre à une petite fleur. On la trouve très rarement isolée, toujours elle forme des colonies très denses, existant en grand nombre dans la région marine de *Cette*, où elle se présente en magnifiques touffes, contre les parois des canaux, en compagnie de colonies de *Plumulaires* et de *Sertulaires*. La *Tubulaire* ne peut vivre que là où l'eau de la mer se renouvelle continuellement. C'est pourquoi, en dehors des parois des canaux qui conduisent de la mer à l'étang de *Thau*, où le courant va continuellement dans un sens ou dans l'autre, on la trouve toujours fixée sur la partie immergée de la coque des bateaux ou des nacelles, formant une végétation d'une luxuriance étonnante.

Dans une colonie de *T. mesembryanthemum*, nous devons distinguer une portion rampante à la surface d'insertion, c'est l'*hydrorhize*, formée de stolons filiformes qui se fixent au substratum. La portion dressée est formée par de très nombreuses tiges cylindriques, non réunies en faisceau à la base et prenant une couleur de corne, terminées par un renflement donnant l'aspect d'une inflorescence solitaire. Les tiges forment les pédoncules ou *hydrocaules*, et les fleurs terminales les *hydranthes*. Le bourgeonnement du stolon a donné naissance au polype.

L'*hydranthe*, qui est piriforme, possède deux verticilles ou couronnes de tentacules filiformes; le verticille oral est formé de 24 tentacules entourant l'*hypoostome* conique ou bouche; le verticille aboral ou inférieur, situé sur la partie renflée de l'*hydranthe*, est formé de 20 à 24 tentacules

plus longs et plus forts que les premiers. Entre les tentacules du verticille inférieur, se trouvent insérés les *blastostyles*, dans les colonies adultes. Ces blastostyles, munis de nombreuses ramifications, portent les gonophores disposés en grappes, colorés en rouge plus ou moins vif.

L'hydrocaule est recouvert entièrement et protégé par une *ectothèque* ou *périsarque*, qui cesse à la base de l'hydranthe. Il est nettement annelé par des constriction transversales, alors qu'ALLMAN spécifie, d'une manière catégorique, que *T. mesembryanthemum* « *stems destitute of annulation* ». Peut-être la présence de ces annulations dans l'hydrocaule est-elle due à l'influence décisive des conditions de milieu (physiques, chimiques ou mécaniques). Dans tous les cas, il serait fort intéressant de faire des élevages et certainement on pourrait se rendre compte qu'une espèce bien définie doit pouvoir présenter, suivant les localités, des races ou de simples modalités, dont on a été trop pressé de faire des espèces nouvelles.

Sous le périsarque, le pédoncule est formé par un ectoderme possédant quelques cnidoblastes et un endoderme séparés l'un de l'autre par la mésoglée. La cavité gastro-vasculaire de l'hydrocaule est subdivisée en 2 canaux longitudinaux par une cloison médiane. Les cellules endodermiques qui bordent ces 2 canaux sont pourvues de cils vibratiles qui, par leurs vibrations continuelles, établissent une circulation active des liquides nutritifs, une direction qui change d'un moment à l'autre.

La bouche de l'hydranthe conduit dans une cavité gastro-vasculaire très vaste, qui se prolonge seulement dans les canaux longitudinaux de l'hydrocaule, mais non dans les tentacules qui sont pleins. Les parois de l'hydranthe sont très épaisses, leur endoderme formant de nombreuses villosités chargées d'une grande quantité de matériaux nutritifs de réserve sous forme de granulations plus ou moins opaques. L'ectoderme mince contient de nombreux nématocystes.

Les tentacules sont pleins, c'est-à-dire ne présentent pas de cavité centrale, dépendance de la cavité gastro-vasculaire. Ils sont très mobiles, grâce à la présence de nombreuses fibrilles musculaires, formées par les cellules endodermiques des tentacules, dont la base s'allonge et se différencie en éléments épithélio-musculaires. L'ectoderme est bourré de nématocystes qui immobilisent la proie, qui peut dès lors être plus facilement ingérée. La partie endodermique centrale du tentacule est formée, dans le verticille oral, par une seule rangée de cellules transversales, tandis que dans le verticille aboral, l'endoderme forme un

massif de cellules, à contour polyédrique et qui présentent un aspect chordal.

Non seulement les gonophores de tous les blastostyles d'un même hydranthe, mais encore les gonophores des divers polypes qui constituent la colonie, sont du même sexe. Il y a donc des colonies mâles et des colonies femelles. Mais la colonie, formée de nombreux polypes, est toujours produite par bourgeonnement, à partir du premier polype donné par le développement de l'œuf fécondé.

Le gonophore mâle possède à sa partie apicale un orifice entouré de 4 petites proéminences tentaculaires et le manubrium fait saillie à l'extérieur à travers cet orifice, mais n'est jamais percé d'une bouche, malgré que la cavité gastrique se termine à la partie apicale, par un canal qui aboutit presque à l'extrémité du manubrium.

Le gonophore femelle possède, à son ouverture apicale, 8 petites crêtes plates, au lieu des 4 tentacules mousses du gonophore mâle. Jamais de canaux radiaires dans le gonophore, seulement quelques méats irréguliers et très inconstants, alors que ces canaux sont très manifestes à l'état frais, colorés en rouge, chez *Tubularia indivisa*. Le gonophore mâle mûr met en liberté un nombre très considérable de spermatozoïdes, qui viennent féconder les œufs dans l'intérieur des gonophores femelles. Les œufs fécondés se développent et donnent la larve *Actinula* qui, d'après ALLMAN, n'a pas au moment de l'éclosion de tentacules buccaux ; or l'espèce *Cettoise* a des actinules qui, au moment de la sortie du gonophore, présentent 4 petits tentacules buccaux, comme *Tubularia larynx*. Chez *Tubularia indivisa* l'actinule est pourvue à sa sortie d'une couronne de 8 tentacules.

CHAPITRE XI

LES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LA TUBULAIRE

§ I. — Recherches personnelles

La *Tubulaire* étant un animal marin très facile à se procurer aux divers stades, en toute saison, même en plein hiver, est devenu, à cause de ces circonstances très favorables, un matériel étudié par un grand nombre d'observateurs et non des moindres. Il était donc bien téméraire

de ma part d'entreprendre une étude déjà si fouillée. Cependant, les résultats contradictoires obtenus par les différents auteurs et les grandes lacunes qui restaient encore à combler m'engagèrent vivement à percer dans cette voie. Les quelques résultats que je décrirai plus loin me permettent de ne pas le regretter.

Tous les observateurs qui ont étudié la formation du gonophore chez la *Tubulaire*, comme d'ailleurs chez la *Myriothèle*, commettent la même erreur : au lieu de chercher la cellule initiale qui, par mitose donne le nodule médusaire ou *glockenkern*, ils partent du stade où ce nodule médusaire est déjà composé d'un massif de cellules plein, qui appuie fortement sur l'endoderme sous-jacent. Il est vrai que pendant longtemps j'ai moi-même cherché en vain ce stade, que l'on trouve chez les très jeunes spécimens ne présentant que des gonophores en développement. La première ébauche de la formation du gonophore se montre sous la forme d'une évagination très localisée du blastostyle, atteignant à peine 50 μ de hauteur, à laquelle prennent part les deux feuillets, ectoderme et endoderme. En ce point, par suite d'une multiplication active des deux feuillets, il se produit une poussée vers l'extérieur. Les deux lèvres endodermiques de l'évagination se rapprochent sans se toucher, déterminant une cavité gastrique du bourgeon, en communication avec la cavité gastrique du blastostyle. Dans la *Tubulaire* déjà au stade initial, le bourgeon fait complètement saillie à l'extérieur, tandis que chez la *Myriothèle* il était complètement enfoncé dans l'épaisseur de l'ectoderme.

L'ectoderme présente ici une épaisseur à peu près semblable, soit sur le blastostyle ou sur le bourgeon ; il a 12 μ de hauteur et est formé de cellules cubiques sécrétant une cuticule de 1/2 μ d'épaisseur. Ses cellules ont un gros noyau central, avec nucléole chromatique et cytoplasme en couche dense, avec de nombreux grains sidérophiles. Dans la partie profonde, très peu de fibrilles musculaires, la différenciation des cellules ectodermiques en éléments épithélio-musculaires n'ayant pas encore eu lieu ; pas de cellules interstitielles profondes, les nématocystes faisant défaut. La mésogée est amincie par la pression au sommet du bourgeon, mais, et j'insiste sur ce point, reste toujours bien visible avec 1 μ d'épaisseur. Les cellules endodermiques présentent les caractères de cellules jeunes, avec un gros noyau, par rapport au volume réduit du cytoplasme et très peu de substances nutritives de réserve. Contre la mésogée, de loin en loin, quelque cellule interstitielle endodermique.

La figure xxxvi représente le stade de début du *glockenkern*. Au fond de l'évagination, une cellule interstitielle endodermique, placée dans



FIG. XXXVI. Première évagination du gonophore : cellule initiale endodermique qui formera le *glockenkern*. $\times 540$.

l'axe du futur gonophore, présente une mitose perpendiculaire à cet axe. Cette mitose à la métaphase a un fuseau très symétrique, avec 2 centrioles très nets sans aster. Les fibres du fuseau très nombreuses et les chromosomes à l'équateur se divisent, pour être attirés par leur centrosome respectif. Cette cellule interstitielle en mitose constitue l'ébauche du futur noyau médusaire.

Sans aucun doute possible, il est donc de nature endodermique et toujours séparé de l'ectoderme par la mésoglée. Cependant, dans les stades qui vont suivre, le massif cellulaire formé par la division de la cellule initiale appuie contre la mésoglée, peut la refouler vers l'extérieur et la réduire considérablement d'épaisseur, à tel point qu'elle peut paraître ne plus exister. Dès lors, le noyau médusaire examiné à ce stade par la plupart des auteurs paraît être d'origine ectodermique. Même dans ce cas, un



FIG. XXXVII. La cellule initiale du *glockenkern* a formé 2 cellules qui sont en mitose : les 2 fuseaux sont perpendiculaires. $\times 540$.

examen attentif montre toujours l'existence de la mésoglée très amincie et par conséquent le nodule médusaire est bien d'origine endodermique.

La première mitose se termine très vite et la reconstitution des 2 noyaux filles n'a pas le temps de se faire; immédiatement, on constate la présence de 2 fuseaux perpendiculaires l'un à l'autre, et toujours à la métaphase. La figure xxxvii représente ce stade qui, comme le précé-



FIG. xxxviii. Stade du *glockenkern* à 4 cellules au repos : 2 seulement sont visibles sur la coupe. $\times 540$.

dent, est difficile à trouver, mais où les mitoses sont très nettes.

La figure xxxviii montre le stade à 4 cellules au repos, ou plutôt à 4 noyaux (dont 2 seulement sont visibles sur la figure), noyés dans une masse cytoplasmique qui se détache très nettement, par sa couleur plus foncée et sa texture plus finement granuleuse, des cellules environnantes.

La figure xxxix représente le stade à 8 noyaux (4 seulement sont représentés) noyés dans

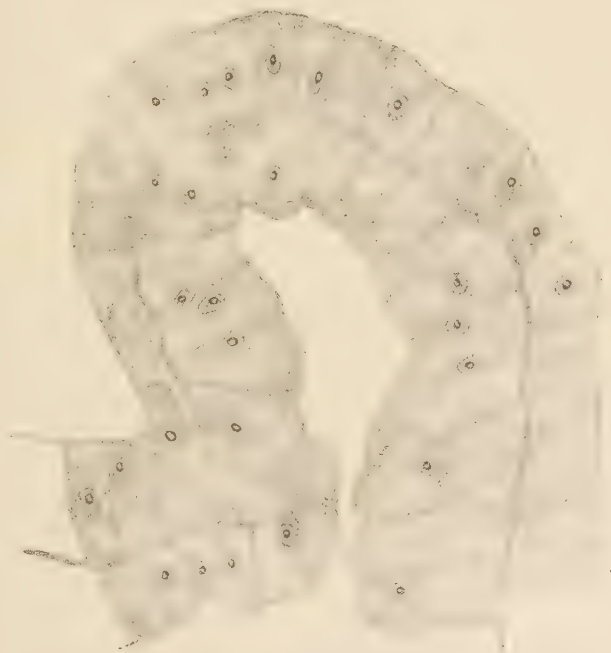


FIG. xxxix. Stade du *glockenkern* à 8 cellules au repos : 4 seulement sont visibles sur la coupe. $\times 540$.

le cytoplasme compris entre les deux cellules endodermiques voisines.

A partir de ce moment, la multiplication des noyaux va continuer, en même temps que leur cytoplasme augmentera de volume, par osmose avec les cellules endodermiques voisines. Mais, noyaux et cytoplasme vont s'individualiser et former un véritable *nodule médusaire plein*, qui s'isole des cellules endodermiques voisines, au moyen d'une membrane anhiste.



FIG. XL. Stade du *glockenkern* à 16 cellules; le *nodule médusaire* s'isole des cellules endodermiques qui l'entourent par formation d'une membrane anhiste. $\times 540$.

La figure XL représente ce stade : le *nodule médusaire* a alors 16 noyaux turgescents. Il augmente très vite de volume par apport de substances digestives assimilables qui passent, par osmose, des cellules endodermiques qui l'entourent, dans son intérieur. L'ectoderme est alors fortement pressé par le *glockenkern*, auquel il forme une barrière résistante. Celui-ci exercera alors sa pression contre l'endoderme sous-jacent moins résistant, et sera refoulé vers la partie inférieure, de sorte

que le *nodule médusaire* sera finalement, complètement entouré par les cellules endodermiques de l'évagination. Il n'est dès lors plus en contact avec l'ectoderme que par une partie très rétrécie, placée dans l'axe même de l'invagination, point où les 2 languettes endodermiques viennent se mettre en contact.

La figure XLI nous montre le noyau médusaire formé de 32 cellules, maintenant individualisées, par formation de membranes de séparation. Ces cellules, recevant leurs matériaux nutritifs de l'endoderme qui les entoure, vont se mettre directement en contact avec lui. A cet effet, toutes vont se presser pour devenir périphériques, en prenant une forme polygonale, et une cavité centrale, pleine de liquide exsudé, sera ainsi

formée. Le *glockenkern* est alors vésicule creuse. Sa cavité centrale, d'abord petite, s'agrandit par accroissement considérable du nodule médusaire, et disposition de ses cellules, en couche périphérique. Cette vésicule va s'aplatir (fig. XLII). La cavité, d'abord sphérique prend la forme de demi-sphère avec diamètre inférieur formé d'une assise de cellules semblables à celles des ailes latérales, mais la diffé-



FIG. XLI. Stade du *glockenkern* à 32 cellules : formation de la cavité centrale transformant le nodule médusaire en vésicule médusaire. $\times 540$.



FIG. XLII. La vésicule médusaire s'étale à sa partie inférieure; sa cavité qui deviendra la cavité ombrelle prend la forme d'un croissant. $\times 540$.

renciation ne tarde pas à se produire. Cette cavité devient cavité de la cloche.

A ce moment, il est encore impossible de prévoir le sexe du jeune gonophore. Les cellules du *glockenkern* ont la structure des cellules endodermiques qui l'entourent. Rien n'indique que ce sont des cellules progerminales. L'évolution du gonophore, dans le sens mâle ou dans le sens femelle, va avoir lieu.

a) FORMATION DU GONOPHORE MALE

La couche de cellules, qui constitue la paroi de la vésicule médusaire, subit des transformations importantes : les cellules supérieures et latérales vont peu se multiplier et donneront l'épithélium sub-ombrelleire, limitant directement la cavité de la cloche. La couche des cellules basi-

laires, appliquées directement contre l'endoderme gastrique refoulé, va se multiplier de façon très active, donnant un très grand nombre de petits éléments cellulaires qui caractérisent le gonophore mâle. Ce sont des *spermatogonies* (fig. XLIII). L'endoderme gastrique du gonophore a ses cellules qui deviennent plus sombres; elles se remplissent de sphérules lipoïdes, constituant un matériel nutritif très important, pour le développement du gonophore. Par multiplication des cellules de la partie supérieure de la cavité gastrique du gonophore, se produit l'évagination, qui devient le *spadice*.

Les deux lamelles endodermiques, constituées d'abord par une seule assise de cellules,

FIG. XLIII. Stade de début du gonophore mâle. Formation des *spermatogonies*. Développement du *spadice* par évagination endodermique. $\times 540$.

prolifèrent à leur partie terminale, se disposant en deux couches qui délimitent l'ébauche du canal circulaire. Le nombre de spermatogonies devient vite très grand, et le gonophore mâle atteint bientôt ses dimensions définitives (fig. XLIV). Il possède alors une cavité gastro-vasculaire très vaste, dans laquelle l'endoderme gastrique, quoique ayant développé sa surface par formation de villosités, laisse un grand vide à la partie centrale. La paroi du gonophore est mince, mais formée toujours par les trois assises reconnaissables : ectoderme et endoderme

séparés par la mésoglée, puis épithélium sub-ombrelleaire ; la cavité de la cloche est virtuelle. L'épithélium sous-ombrelleaire très mince limite la masse énorme des spermatogonies. Ce gonophore mâle est réuni au blastostyle par un mince pédicule.

Les dernières générations de spermatogonies montrent le stade synapsis, caractéristique du spermatocyte I. Malheureusement, comme la



FIG. XLIV. Gonophore mâle complètement développé à grande cavité gastro-vasculaire. La masse germinale est formée de *spermatogonies* au repos. $\times 172$.

Myriothèle, la *Tubulaire* est un matériel très médiocre pour l'étude de la spermatogénèse. Les divers éléments génitaux mâles ont des dimensions tellement minimes que leurs mitoses caractéristiques ne peuvent être débrouillées. L'évolution des éléments génitaux mâles commence à la base du gonophore, contre la périphérie, se poursuivant ensuite vers le sommet, en allant de la périphérie au centre du gonophore. Nous avons ainsi par division des *spermatocytes* I, les *spermatocytes* II, petits éléments

à noyaux de 2 à 3 μ de diamètre, qui se présentent tous synchroniquement au stade spirème à chromosomes monovalents, ayant subi la réduction chromatique. Puis les *spermatides* à noyaux ayant 1 μ de diamètre. Elles apparaissent à la partie externe du gonophore et se transforment progressivement de l'extérieur vers l'intérieur en *spermatozoïdes* à tête piriforme très chromatique, de 1 μ de longueur, un centrosome très colorable, d'où part un flagelle très long qui forme l'axe de la queue et peut avoir 25 μ de longueur. Les spermatozoïdes se groupent en faisceaux, suivant des directions très différentes. Déjà, ils commencent à se déplacer et lorsque toute la masse germinale est composée de spermatozoïdes mûrs, le *manubrium* n'est pas, comme dans la *Myriothèle*, refoulé vers la base, il reste à sa place, faisant saillie à l'extérieur. Les spermatozoïdes s'insinuent, entre l'ouverture supérieure du gonophore et la partie du manubrium qui fait saillie au dehors et forme bouchon. Les spermatozoïdes arrivent ainsi en liberté à l'extérieur, c'est-à-dire dans l'eau de mer ambiante. Etant donné leur nombre immense dans chaque gonophore mâle et la grande quantité de gonophores mâles, il y aura toujours assez de spermatozoïdes qui pourront pénétrer dans les gonophores femelles, pour y féconder les œufs mûrs.

b) FORMATION DU GONOPHORE FEMELLE

Le gonophore femelle se différencie très tôt du gonophore mâle par son évolution moins rapide et la quantité minime de ses éléments génitaux. Au stade où la vésicule médusaire s'aplatit, ses cellules prennent des caractères nettement tranchés, suivant leur position. Tandis que les cellules latérales prennent déjà les caractères d'un épithélium, les cellules basilaires s'allongent, se divisent par mitose, pour former plusieurs couches de cellules ; la couche supérieure est formée de cellules à noyaux qui restent plus petits et à cytoplasme clair, cette couche devient l'épithélium externe du spadice. Les autres couches, en contact immédiat avec la mésoglée, comme avec une basale, ont des noyaux plus chromatiques et plus gros, ce sont les cellules génitales primitives ou *ovogonies*.

L'endoderme gastrique du pédoncule augmente sa surface digestive, par multiplication de ses cellules et formation de villosités. Puis une évagination des cellules de l'endoderme gastrique donne naissance au *manubrium*. Cette évagination refoule le massif germinal et réduit ainsi considérablement la cavité de la cloche, mais en revanche la surface d'échange, entre les éléments génitaux et l'endoderme gastrique, est

augmentée, condition très favorable à la multiplication des cellules génitales et à leur complet développement.

Le gonophore femelle atteint ainsi la taille adulte ; il a 3 à 400 μ de diamètre (fig. XLV). Les ovogonies se sont multipliées et remplissent latéralement, dans le gonophore, l'espace laissé libre, par le large manubrium médian. On observe des stades *synapsis* (fig. 29 et 30, pl. IV), caractéristiques de l'ovocyte I.

Le manubrium fait une saillie très accentuée à l'extérieur, à travers l'orifice du gonophore, entouré par 8 petites crêtes plates qui sont des rudiments de tentacules. La paroi du gonophore très mince présente toujours les 3 assises caractéristiques : ectoderme et endoderme séparés par la mésoglée, épithélium sus-ombrelle, limitant avec l'épithélium sous-ombrelle la cavité virtuelle de la cloche. La masse germinale, qui remplit toute l'épaisseur du manubrium, est formée d'ovocytes I.

L'ovocyte I est un gros élément de 25 μ de diamètre,

avec gros noyau, par rapport au cytoplasme peu abondant. La vésicule germinative a une tache germinative excentrique de 6 μ de diamètre, formée de chromatine massive, autour de laquelle une zone claire, sans différenciation. Périphériquement, un réticulum très serré, avec grains chromatiques nombreux sur les filaments et sur la membrane nucléaire. Un certain nombre de granules chromatiques paraissent traverser la membrane nucléaire, se fixant à sa partie externe. Le cytoplasme, relativement peu abondant, forme un réseau d'alvéoles remplies d'hyalo-

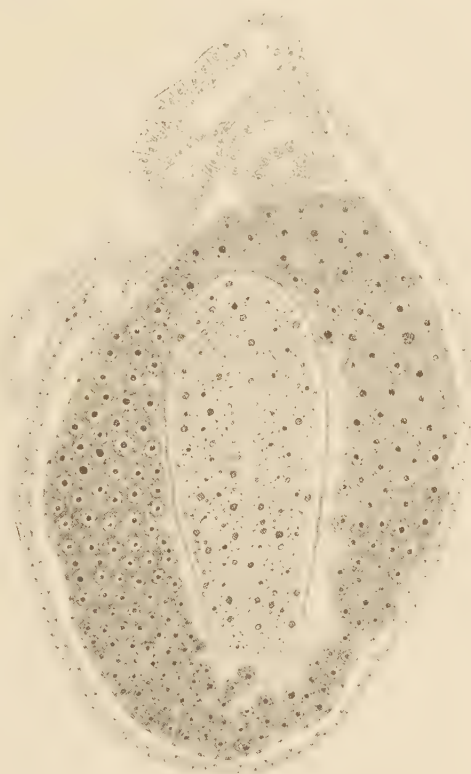


FIG. XLV. Gonophore femelle complètement développé à cavité gastro-vasculaire virtuelle. La masse germinale est formée d'ovogonies au repos. $\times 172$.

plasme. Quelques grains chromatiques autour du noyau sont les seuls éléments figurés qu'on y rencontre. Un gonophore femelle, dont la cavité est remplie d'ovocytes, ne se rencontre que dans les coupes de *Tubulaires* très jeunes. Le plus souvent, la cavité du gonophore femelle âgé est occupée par plusieurs générations d'œufs, à divers stades de développement (fig. 26, pl. IV), 4 ou 5 au maximum. Nous verrons, en effet, que l'œuf formé par la fusion des ovocytes est mûri, fécondé et se développe dans l'intérieur du gonophore, pendant que les quelques ovocytes non fusionnés ont reconstitué un massif germinal dans lequel se forme un second œuf. Le même phénomène se reproduit plusieurs fois, de sorte que l'embryon le plus âgé, prêt à être mis en liberté à l'extérieur, est au stade *actinula*, le précédent au stade *planula*, le troisième a été fécondé et commence sa segmentation, tandis que le quatrième est un œuf complètement formé qui va subir la réduction chromatique. Le massif germinal complètement épuisé a disparu, et il ne se formera plus de nouvel œuf dans ce gonophore.

§ II. — Historique et critique

AGASSIZ (1860-62) observe le développement du gonophore chez *Tubularia Couthouyi* et chez des formes rapprochées de cette espèce : *Parypha crocea* et *Thamnocnidia spectabilis*. D'après lui, le glockenkern ectodermique refoule l'endoderme au sommet du bourgeon et est complètement enveloppé par lui. Il désigne le glockenkern solide comme la masse germinative, qui donnera les cellules génitales.

Le stade de début d'AGASSIZ est déjà un stade avancé, puisque c'est déjà le *glockenkern* qui presse contre l'ectoderme, amincit le mésoglée, ce qui peut le faire paraître d'origine ectodermique. D'autre part, AGASSIZ commet une erreur en ne voyant pas que c'est seulement les cellules du plancher de *glockenkern creux*, qui donnent les cellules génitales et non tout le *glockenkern solide*.

CIAMICIAN (1878-79) montre comment, chez les *Tubulaires*, les cellules séminales aussi bien que les œufs proviennent de l'ectoderme, non par migration des cellules embryonnaires ectodermiques dans le glockenkern, mais par multiplication des cellules ectodermiques qui entourent le spadice, c'est-à-dire de l'assise de cellules qui formait le plancher de la vésicule médusaire. Ces cellules se transforment en *cellules-œufs*, mais à leur extrémité distale, elles conservent leur caractère primitif épithélial

et représentent l'enveloppe ectodermique du spadice qui se retire.

Avec raison, CIAMICIAN n'est pas partisan, chez la *Tubulaire*, de la migration des éléments génitaux ; malheureusement pour lui, partant d'un stade de début du glockenkern assez avancé, il ne voit pas l'origine endodermique de celui-ci et reconnaît aux produits génitaux une origine ectodermique.

HAMANN (O.) (1882) observe chez *Tubularia mesembryanthemum* la formation des produits génitaux aux dépens de l'ectoderme par multiplication de cellules ectodermiques, formant une masse arrondie de cellules ou glockenkern qui s'isolent par étranglement et sont complètement entourées par l'endoderme. HAMANN place, avec raison, toutes les *Tubulaires* (*T. indivisa*, *T. coronata*, *T. larynx*, *T. mésembryanthemum*), dans les espèces *blastogoniques*, mais comme CIAMICIAN et pour la même raison il commet une erreur de dérivation des produits génitaux.

THALWITZ (J.) (1885) voit lui aussi, chez *Tubularia mesembryanthemum* le bourgeon médusoïde se former aux dépens de l'ectoderme. Dans le développement du gonophore mâle, il essaie, sur un matériel très difficile, de suivre l'évolution des éléments génitaux. Dès l'apparition du spadice, il reconnaît la différenciation des cellules germinales primitives du bourgeon en cellules germinales proprement dites et cellules épithéliales. Les cellules germinales proprement dites se multiplient avec intensité, sans diminuer sensiblement de taille, constituant les spermatoblastes caractérisés par le réseau nucléaire plus chromatique, la chromatine du nucléole paraissant être passée dans le réseau. L'évolution des éléments génitaux ne se produit pas synchroniquement dans tout le testicule, mais, en effet, par zones : d'abord une zone circulaire extérieure, puis progressivement d'autres zones vers l'intérieur. THALWITZ n'a pas observé les phénomènes d'analyse de la structure du noyau et des modifications qui y surviennent pour opérer la réduction chromatique dans les spermatocytes I et II. De même, la transformation de la spermatide en spermatozoïde est décrite beaucoup trop simplement, sans aucun des détails microscopiques caractéristiques.

BRAUER (A.) (1891), chez *Tubularia mesembryanthemum*, voit les cellules génitales primordiales en nids de prolifération, dans l'endoderme du pédoncule du gonophore, avant l'apparition du glockenkern ; puis, lorsque celui-ci est formé, il trouve ces cellules génitales primordiales, dans son intérieur. Ne trouvant aucune mitose de cellules génitales primordiales dans l'endoderme du pédoncule, il en conclut que c'est dans

l'ectoderme qu'on trouve leur origine, avec les cellules urticantes, parmi les cellules interstitielles. Elles traversent la mésoglée, passent dans l'endoderme et émigrent dans le noyau médusaire. Cette supposition est encore confirmée lorsqu'il trouve dans la mésoglée dilatée deux cellules germinales primitives. En réalité, on trouve toujours dans l'ectoderme, à sa partie profonde, de nombreuses petites cellules embryonnaires qui prolifèrent activement ; ces cellules n'ont rien de génital ; tous ces éléments, sont le matériel de formation de très nombreux cnidoblastes qui se trouvent dans l'ectoderme. D'autre part, on rencontre souvent, inclus dans la mésoglée, quelques noyaux semblables à ceux de l'ectoderme ou de l'endoderme adjacent, sans que l'on puisse affirmer que ces noyaux ont des mouvements amœboïdes et qu'ils vont de l'ectoderme dans l'endoderme ou inversement : voisins de la mésoglée qui s'irradie sur les membranes de séparation des cellules avoisinantes, quelques noyaux embryonnaires peuvent se trouver à un certain moment, par augmentation de la substance anhiste existante enchassés à l'intérieur de cette mésoglée. Quant aux amas de cellules endodermiques, que BRAUER considère, à cause de leur cytoplasme très condensé, comme des cellules génitales primordiales, ce sont, en réalité, de jeunes cellules glandulaires.

SCHNEIDER (K.) (1902) décrit *Tubularia mesembryanthemum*. Il conclut que le glockenkern est de nature ectodermique parce que, comme la plupart de ses devanciers, il ne reconnaît pas la cellule initiale endodermique du noyau médusaire. Mais, d'après lui, le glockenkern ne donne pas naissance aux éléments génitaux, il forme seulement les deux épithéliums qui limitent la cavité de l'ombrelle : l'épithélium sus et sous-ombrellaire. Pour SCHNEIDER, les cellules génitales prennent naissance dans l'ectoderme du pédoncule du gonophore, et puis, grâce à leur structure amœboïde, émigrent par des chemins différents dans l'intérieur du gonophore, entre l'épithélium sous-ombrellaire et l'endoderme du spadice. Là, les cellules se différencient en *cellules-œufs* qui donnent l'œuf définitif, et *cellules vitellines* qui accroissent l'œuf. Je n'ai jamais assisté à l'émigration des cellules embryonnaires de l'ectoderme vers le glockenkern, j'ai toujours vu ces cellules former les cellules urticantes. D'autre part, il est facile de se rendre compte que dans le nodule médusaire son plancher augmente vite de volume, formant une zone germinale, où les mitoses sont nombreuses. Il est donc inutile, pour expliquer le nombre considérable d'éléments génitaux dans le gonophore, d'avoir recours à l'émigration ; les mitoses sur place des éléments existants y suffisent amplement. Quant

à la masse génitale du glockenkern, rien ne permet de la différencier en cellules génitales et cellules vitellines. Tous ces éléments, ayant même structure et même valeur, sont des éléments génitaux.

GOETTE (A.) (1907) observe, comme les auteurs précédents, chez *Tubularia mesembryanthemum*, la formation du noyau médusaire, sous forme de massif plein de cellules ectodermiques. L'origine de la cellule initiale du glockenkern est encore une fois méconnue par cet auteur. Mais GOETTE reconnaît très justement, après de nombreuses observations, que le lieu d'origine des cellules germinatives est dans le noyau médusaire et dans le manubrium. Déjà, dans le plancher de la vésicule médusaire, avant que le spadice ait fait son apparition, des cellules à noyau plus grand et plus clair avec protoplasme plus sombre se montrent en multiplication. Ce sont les cellules germinatives et parmi elles se forment des cellules indifférentes qui les écartent et sans former un épithélium régulier, continu à la surface sont réunies, sous forme de filet, avec le tissu intermédiaire de la gonade. Je suis complètement d'avis, avec GOETTE, sur le lieu de formation des cellules génitales ; comme lui, je n'ai jamais vu de cellules à caractères germinatifs entrer dans le glockenkern ou le manubrium. Mais je ne vois dans le massif germinatif formé que deux sortes de cellules : 1° des cellules de la surface du massif germinatif, d'abord peu différenciées en cellules épithéliales, mais qui en prennent de plus en plus les caractères et constituent finalement l'épithélium sous-ombrelaire qui entoure, sous forme d'assise de cellules très minces, les cellules génitales. Elles ne me paraissent pas correspondre aux cellules indifférentes de GOETTE ; 2° les cellules génitales, qui présentent toutes la même taille et le même aspect, cellules en active multiplication, se montrant fixées à la mésoglée comme à une basale.

HARGITT (Ch.-W.) (1904) ; chez *Tubularia mesembryanthemum*, soutient que les cellules génitales n'appartiennent à aucun feuillet blastodermique spécial, puisqu'il en trouve aussi bien dans l'ectoderme et l'endoderme du spadice que dans l'ectoderme du bourgeon du gonophore. Or, s'il avait reconnu l'origine endodermique du bourgeon du gonophore, en partant de la cellule initiale interstitielle endodermique, il aurait conclu avec moi que les cellules génitales appartiennent au feuillet endodermique, puisque ectoderme du spadice et ectoderme du bourgeon proviennent du noyau médusaire qui est endodermique.

HARGITT (George-T.) (1909), chez *Tubularia crocea*, voit la multiplication des cellules génitales primitives donner, par mitose, des ovo-

gonies qui, elles-mêmes, se divisent toujours par mitose, jusqu'à une dernière génération qui donne l'*ovocyte I* où les chromosomes filles perdent leur individualité. A ce moment se produit la différenciation, en *cellules-œufs* et *cellules vitellines*, différentes par l'aspect de la chromatine du noyau. En réalité, il n'y a pas deux sortes de cellules, mais des ovocytes qui ont même valeur ; certains (*cellules-œufs*), placés contre l'endoderme gastrique, prendront le pas sur les autres (*cellules vitellines*), qui commencent à dégénérer.

PÉREZ (Ch.) (1913) admet que chez beaucoup d'*Hydres*, les cellules germinales se différencient dans le *cœnosarc* de la colonie et émigrent ensuite dans les gonophores qui sont leurs lieux de maturation ; mais, chez *Tubularia indivisa*, il admet, avec raison, que les éléments génitaux naissent sur place dans le plancher de la vésicule médusaire, puis dans les parois du manubrium. Il interprète les nids de prolifération de cellules ectodermiques du pédoncule du gonophore, comme matériel de formation de nouveaux gonophores et de cnidoblastes, alors que BRAUER y voit des cellules génitales primitives, qui émigrent dans l'endoderme, puis dans le *glockenkern*. Après avoir vu des mitoses dans les cellules du plancher de la vésicule médusaire, PÉREZ conclut, très justement, que le massif des cellules germinales croît par lui-même et non par l'apport de cellules ectodermiques indifférentes.

OSCHMANN (A.) (1923), chez *T. mesembryanthemum*, est partisan de la multiplication des ovogonies par *amitose*. Il suffit de faire quelques coupes de gonophores jeunes pour voir, dans les ovogonies en multiplication, de nombreuses mitoses.

§ III. — Conclusion

La première ébauche de la formation du gonophore, chez la *Tubulaire*, se montre sous la forme d'une évagination, en doigt de gant, très localisée de la paroi du blastostyle, évagination à laquelle prennent part les deux feuilletts primordiaux : ectoderme et endoderme.

Au fond de l'évagination, une cellule interstitielle endodermique placée dans l'axe du gonophore, grossit, entre en mitose et forme l'ébauche du futur *noyau médusaire* ou *glockenkern*. Il se forme un massif plein de cellules qui s'isolent des cellules environnantes en sécrétant une substance anhiste. C'est le *glockenkern* qui, sans aucun doute possible, est de nature *endodermique*.

Le *glockenkern* appuie fortement sur la mésoglée qui s'amincit, peut

passer inaperçue, et le noyau médusaire paraît ainsi inclus dans l'ectoderme et par conséquent de nature ectodermique, si on ne possède pas de stade plus jeune. Le noyau médusaire exerce une pression considérable sur l'endoderme qu'il refoule par la partie inférieure et est finalement entouré par lui.

Le *glockenkern plein* va devenir creux et sera constitué par une sphère creuse de cellules à une seule couche. Il est alors devenu *vésicule médusaire* dont la cavité centrale, d'abord sphérique, s'agrandit beaucoup et s'aplatit en demi-sphère. Cette cavité sera la *cavité de la cloche*. Jusque là le gonophore est indifférent.

L'évolution dans le sens mâle ou femelle, a lieu. Les cellules du plancher de la vésicule médusaire se multiplient activement, formant un massif de spermatogonies dont l'assise externe se différencie en épithélium sous-ombrelaire. Puis le manubrium se forme par poussée de l'endoderme gastrique du gonophore qui atteint bientôt ses dimensions définitives. Il a une cavité gastro-vasculaire très grande, avec endoderme à nombreuses villosités, bourré de substances de réserve, nécessaires au développement et à l'évolution des éléments génitaux. Malgré les difficultés que présente l'étude de la spermatogénèse, on peut reconnaître que le processus évolutif débute inférieurement et de dehors en dedans. On reconnaît successivement le spermatocyte I et II, les spermatides et les spermatozoïdes. Le spermatozoïde est un très petit élément dont la tête à $1\ \mu$ de longueur et la queue $25\ \mu$.

Le sperme mûr, les spermatozoïdes sortent par l'ouverture supérieure du gonophore, bouchée à peu près complètement par le manubrium. Le gonophore femelle a une évolution plus lente et beaucoup moins de produits génitaux. Les ovogonies se différencient nettement des spermatogonies par leur taille et leur structure. Ces ovogonies se multiplient par mitose, remplissent la cavité et leur dernière génération présente le stade *synapsis* qui caractérise l'ovocyte I, lequel va prendre un stade de repos avec sa vésicule germinative, sa tache germinative, entourée d'une zone claire caractéristique et un *mitome* très dense fixé à la membrane nucléaire.

Un gonophore femelle ainsi construit, rempli d'ovocytes, ne se rencontre que dans les *Tubulaires* jeunes. La cavité d'un gonophore femelle âgé possède plusieurs générations d'œufs, à divers stades de développement. Le massif germinale a la propriété de se reconstituer en ovocytes, grâce à quelques ovogonies non employées dans la formation de l'œuf

précédent. Ordinairement, à la quatrième ou cinquième génération, le massif germinale est épuisé et le gonophore femelle disparaît, après avoir donné 4 ou 5 larves mises en liberté au fur et à mesure de leur complet développement.

CHAPITRE XII

FORMATION DE L'ŒUF NORMAL

§ I. — Recherches personnelles

L'œuf de la *Tubulaire* est un matériel facile à se procurer, à n'importe quel moment. Cette condition, éminemment favorable à son étude, sa formation spéciale et son évolution ont tenté beaucoup d'embryologistes, de sorte que le nombre de mémoires traitant cette question est considérable. Malgré cela, par les grandes lacunes qu'elle présente et les différentes interprétations des divers auteurs, la question reste complètement à l'ordre du jour.

L'étude du gonophore femelle de *T. mesembryanthemum*, que j'ai entreprise il y a déjà plusieurs années, m'a conduit à distinguer deux espèces de gonophores, différents par leur taille et leur contenu : ce sont les *petits gonophores* et les *grands gonophores* avec toutes les tailles intermédiaires.

Le petit gonophore constitue le gonophore normal, celui que tous les auteurs ont décrit. Le grand était jusqu'alors inconnu, malgré que, chez *T. mesembryanthemum*, il soit aussi abondant que l'autre. La formation et l'évolution de l'œuf, dans le gonophore normal, sont complètement différentes de celles du grand gonophore qui, lui, donne naissance à l'*œuf géant*.

Étudions d'abord la formation de l'œuf par le petit gonophore. Si nous examinons un gonophore femelle jeune dans lequel la masse germinale a atteint sa taille définitive (fig. XLV), il présente une forme légèrement allongée, suivant son grand axe. Toutes les cellules qui forment la masse germinale sont des ovocytes. Seules les petites cellules placées à la base du gonophore, à multiplication intensive par mitose, sont des ovogonies. La figure 29, planche IV, représente une ovogonie (ovg. 1) de dernière génération qui va se transformer en ovocyte I (ovc 1) (fig. 29 et 30, pl. IV).

Dans ces ovocytes, la chromatine forme un spirème qui donne ensuite des anses plus ou moins distinctes. Ces anses prennent une disposition polaire, leurs extrémités libres étant attachées à la membrane du noyau. (ovc 1) (fig. 30, pl. IV). Ce stade représente le stade *synapsis*, stade pendant lequel très probablement le spirème diminue de moitié sa longueur, en se doublant longitudinalement. Il y aurait donc réduction de moitié du nombre de chromosomes qui seraient alors *bivalents*.

Les *ovocytes* sont tous à peu près égaux et sans différence sensible de structure. Ils ont 20 μ de diamètre, mais les ovocytes de la partie apicale sont plus gros ; cela tient probablement à ce que les matières nutritives qui leur viennent de l'endoderme arrivent plus facilement à cet endroit. Le noyau de l'ovocyte a 14 μ , il possède un gros nucléole très chromatique, légèrement excentrique, entouré d'une zone très claire. La membrane nucléaire, bien tendue, porte de petits blocs chromatiques et un réseau très serré de filaments formant une écorce épaisse très colorée. Sur ce réseau, des granules chromatiques nombreux, assez uniformément répartis. Le cytoplasme de l'ovocyte finement granuleux est parsemé de grains basophiles entourant le noyau, appliqués quelquefois à la partie externe de la membrane. Ces ovocytes, en nombre assez grand dans le gonophore, se pressent mutuellement et prennent une forme polygonale.

La formation de l'œuf définitif aura lieu, comme chez la *Myriothèle*, suivant deux modes différents :

1° L'œuf aura comme point de départ une cellule à situation variable dans la zone apicale du gonophore ; cellule qui grossira, d'abord en se vacuolisant, puis se fusionnera progressivement avec les cellules voisines, laissant une écorce externe d'ovocytes qui se fusionneront eux-mêmes en dernier lieu.

2° L'œuf aura comme point de départ plusieurs cellules placées contre l'endoderme gastrique, ces cellules grossiront pour constituer des *aires plasmodiales* (15 au maximum) ; ces aires augmenteront de volume par fusion des ovocytes voisins, puis les aires en contact verront leur séparation disparaître, du centre vers la périphérie, et l'œuf nu sera finalement entouré par une production anhiste semblable à la mésoglée.

a) PREMIER MODE DE FORMATION DE L'ŒUF

La cellule initiale est un ovocyte privilégié. — Dans la région apicale du gonophore, on voit de bonne heure un ovocyte appliqué contre

l'endoderme gastrique acquérir une taille considérable. Il atteint très vite 50 μ de diamètre, avec un contour très régulier, un cytoplasme qui se vacuolise dans toute son étendue, présentant une structure alvéolaire, à grandes alvéoles centrales et à structure condensée à la périphérie. Le noyau augmente de volume, son nucléole perd sa chromaticité à son centre et vient se fixer contre la membrane nucléaire. A un stade plus avancé, l'œuf a augmenté de volume par addition des ovocytes voisins. En effet, dans l'intérieur de son cytoplasme, on trouve de grandes vacuoles claires au centre desquelles on reconnaît quelquefois, très profondément modifiés, des noyaux en karyorhexis. C'est qu'en effet, dans les premiers stades de développement de l'œuf, les noyaux des ovocytes sont réduits, en un temps très court, en fines granulations, de sorte que ce karyorhexis peut échapper quelquefois complètement à l'observation superficielle. Cependant, malgré cette difficulté, il est possible de reconnaître dans le cytoplasme d'un œuf jeune en développement des noyaux d'ovocytes incorporés. D'ailleurs, au fur et à mesure que le développement progresse, les noyaux des ovocytes sont de moins en moins modifiés, de sorte que les derniers conservent un certain temps à peu près intégralement leur structure normale. Le noyau de l'œuf quitte la position centrale qu'il avait au stade précédent pour se rapprocher de la périphérie de la région apicale du gonophore. Il est sphérique, le nucléole est devenu complètement achromatique, sa chromatine en petits granules est passée dans le suc nucléaire, augmentant sa chromaticité générale. Les ovocytes placés au voisinage de l'œuf, avant de se fusionner avec lui, paraissent entrer en dégénérescence, la chromatine de leur noyau se résolvant en masses finement dentelées, le nucléole montrant quelquefois de nombreux nucléolules. L'œuf augmente considérablement son volume, en additionnant les cytoplasmes des ovocytes voisins. Il s'étend de plus en plus autour du spadice qu'il finit par entourer complètement, mais la partie externe du gonophore présente encore des ovocytes libres nombreux. Progressivement ils sont englobés, leurs noyaux très peu transformés constitueront les pseudocellules. L'œuf complètement développé s'entourera d'une membrane anhiste de 2 μ d'épaisseur. Son noyau placé à la périphérie (fig. 28. pl. IV) est formé d'une membrane très nette, d'où partent des filaments constituant un réseau à mailles serrées sur lesquelles les granules sont symétriquement disposés. Le nucléole a complètement disparu, rejeté dans le cytoplasme.

b) 2° MODE DE FORMATION DE L'ŒUF

Formation de l'œuf par aires plasmodyales. — C'est le mode de formation le plus fréquent. L'on voit, en effet (fig. XLVI) dans la masse germinale du gonophore, latéralement contre l'endoderme gastrique, 4 ou 5 ovocytes qui ont augmenté de volume et forment autant d'aires plasmodyales, à contour bien limité, par une condensation

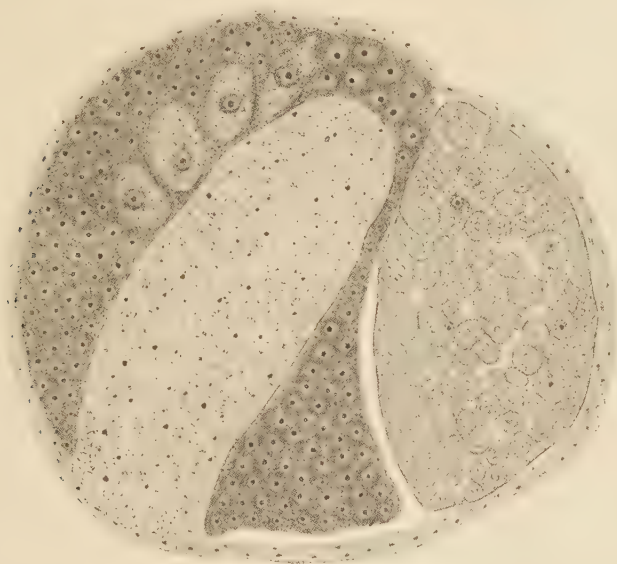


FIG. XLVI. Deuxième mode de formation de l'œuf normal : 4 aires plasmodyales en accroissement. $\times 172$.

de granules cytoplasmiques. Au centre de chaque aire, un noyau qui a doublé de volume, mais n'a guère changé de structure. Le cytoplasme, au contraire, se présente avec une structure à grandes alvéoles centrales, remplies de hyaloplasme clair et comme éléments figurés de fins granules basophiles formant les mailles du réseau. Impossible de trouver dans ces mailles un noyau, ou parcelle de noyau en karyorexis, ce qui permet de dire que l'aire est d'abord un *accroissement propre* de l'ovocyte, par vacuolisation et apport de substances nutritives de l'endoderme gastrique. A la partie apicale du gonophore, les ovocytes ont grossi, mais leur cytoplasme ne s'est nullement vacuolisé. A la base du gonophore, de petites ovogonies en multiplication active par mitose.

Bientôt les aires s'étendent par leur partie en contact avec la mésoglée, et au fond du spadice de nouvelles aires se forment. En peu de temps, tout le spadice est complètement recouvert par une quinzaine d'aires plasmodiales, accolées l'une à l'autre, mais très bien délimitées, quoique dépourvues de membranes. L'augmentation de surface des aires plasmodiales a lieu par fusion progressive des cytoplasmes des ovocytes voisins. On y rencontre les noyaux des ovocytes qui, comme dans le premier cas, dégénèrent immédiatement par karyorhexis et sont réduits en fins granules. Cependant, on peut saisir des stades où le noyau est encore reconnaissable, attestant ainsi d'une façon indiscutable l'accroissement progressif de l'œuf par fusion du cytoplasme des ovocytes. Ainsi, lorsque le spadice est complètement entouré par les aires plasmodiales accolées l'une à l'autre, mais séparées par une lame anhiste, il n'y a plus d'ovocytes libres vers l'intérieur. Extérieurement, une calotte formée de nombreux ovocytes, coiffe chaque aire plasmodiale. Bientôt ceux-ci ne tardent pas à se fusionner avec leur zone respective. Les noyaux de ces ovocytes englobés dégénèrent très peu, seront d'ailleurs toujours reconnaissables et constitueront les pseudocellules.

A ce stade l'œuf prend la forme d'un manchon qui recouvre le spadice entièrement et est divisé radiairement en tranches assez régulières, au nombre d'une dizaine au moins. La fusion de ces différentes parties entre elles va commencer, en partant du spadice et s'étendant vers l'extérieur, de sorte que, très tard, on voit encore du côté de l'épithélium sous-ombrelle des restes de membrane anhiste qui disparaissent progressivement. Dès que la fusion des aires commence à s'effectuer un des noyaux des ovocytes voisins du plan de symétrie du gonophore va complètement changer de structure pour devenir le noyau de l'œuf définitif. Son nucléole chromatique se décolore et est expulsé dans le cytoplasme, sa chromatine en fins granules se dispersant dans le noyau. Celui-ci vient se placer à proximité de la périphérie de l'œuf, dans le plan médian. Il augmente de volume et atteint $30\ \mu$ de diamètre; il est entouré d'une couche de cytoplasme germinatif; sa membrane, très colorable, est parsemée de chromioles nombreux; il a un réseau à mailles très serrées sur lesquelles se trouvent de nombreux granules chromatiques à peu près égaux; son suc nucléaire est presque incolore.

§ II. — Historique et critique

BENEDEN (VAN P.-J.) (1844), dans ses recherches sur le développement des *Tubulaires*, décrit deux procédés de multiplication sexuelle : 1^o développement par œuf simple ; 2^o développement par vitellus divisé. Dans le premier cas, il semble avoir confondu l'œuf avec le glockenkern tout entier. Dans le second cas, il paraît avoir vu les œufs vrais, mais il les considère comme provenant de la division de l'œuf simple du premier cas. Dans son second travail (1867), il ne relève aucune des erreurs précédentes.

CLARCK (H.-J.) (1864) paraît avoir reconnu dans les jeunes gonophores de *Tubulaire* les nombreuses ovogonies en division et il les explique comme cellules qui donneront naissance à l'œuf, mais il ne pousse pas plus loin.

ALLMAN (1870) pense que, dans le gonophore de la *Tubulaire*, le manubrium est entouré d'une masse plasmatique dans laquelle sont disséminées des formations semblables à des cellules, mais qu'on ne peut considérer comme de véritables cellules. Puis il voit dans cette masse plasmatique se produire de 4 à 8 masses protoplasmiques qui, d'après lui, sont de véritables œufs qui s'en détachent et sans suivre aucun processus de segmentation, se transforment en autant d'embryons qu'il appelle *actinules*.

ALLMAN ne comprend pas le mécanisme de la formation de l'œuf. Sa masse plasmatique est évidemment le massif des cellules germinales et les 4 à 8 masses protoplasmiques qui se forment, dans la masse plasmatique, sont les aires plasmodiales qui ne se transforment pas sans segmentation en actinules.

CIAMICIAN (1878-1879) soutient que, chez *T. mesembryanthemum*, des nombreuses cellules contenues dans un gonophore, 4 à 8 deviennent de véritables œufs. Elles sont d'abord égales, puis dans des gonophores plus âgés, certaines dépassent les autres en grandeur et se distinguent très nettement, par groupes de 3 ou de 5, placées les unes au-dessus des autres. Dans chaque groupe, la cellule du milieu ou très rarement deux se transforment en véritables cellules-œufs, de sorte que dans un gonophore, 8 embryons peuvent, dans le cas le plus favorable, se développer en même temps. En règle générale, il n'y en a que 4 ou 5. Les autres cellules se disposent à nouveau uniformément, autour de chaque œuf, leur fournissant ainsi les matériaux pour leur développement ; on voit, en effet, le

plasma de ces cellules diminuer de plus en plus, tandis qu'il est recueilli par la cellule-œuf en qualité de deutoplasme.

D'après CIAMICIAN, il y a donc dans un même gonophore de 4 à 8 embryons du même âge. Et, en effet, sa figure 18, planche XVIII, représente une section longitudinale de gonophore femelle, avec au centre le manubrium qui fait saillie à l'extérieur, à droite un œuf non segmenté, à gauche plusieurs œufs au même stade ; dans la partie inférieure, des ovogonies en prolifération. Ceci est très important et la figure est très démonstrative. CIAMICIAN commet une erreur quand il dit que dans le même gonophore 4 à 8 œufs donnent des embryons. Ce qu'il prend pour des œufs sont les *aires plasmodiales* qu'il ne voit pas se fusionner, pour donner un *œuf unique*. Mais, étant donné qu'il existe ensuite dans ce gonophore 4 embryons au même stade de développement, l'œuf unique précédent était un *œuf géant* qui, par un procédé que nous expliquerons dans un chapitre postérieur, a donné naissance à *quatre œufs secondaires* qui se transforment en *embryons*.

BALFOUR (1883) soutient que l'œuf de *T. mesembryanthemum* grossit par un processus de nutrition active absolument comme une amibe se nourrit d'autres organismes. Mais alors pourquoi les noyaux des ovocytes englobés sont-ils à la fin à peine transformés et restent pendant très longtemps à l'état de pseudocellules ? Cela prouve bien qu'il n'y a pas *phagocytose*, mais addition pure et simple des cytoplasmes.

HAMANN (1887) distingue, à tort, dans les cellules du gonophore de la *Tubulaire*, des cellules ovulaires qui formeront l'œuf et des cellules vitellines qui le nourriront. Il n'y a en réalité que les cellules germinatives de même valeur.

BRAUER (A.) (1891) observe, chez *T. mesembryanthemum*, une différenciation très précoce, des cellules germinales émigrant dans l'endoderme du bourgeon en *cellules ovulaires* et *cellules nutritives* à noyau différent ; il m'a toujours été impossible, sur de bonnes préparations et à de forts grossissements, d'observer cette distinction.

BRAUER paraît n'avoir vu que le premier mode de formation de l'œuf puisqu'il ne parle jamais de la présence de plusieurs aires plasmodiales dans le gonophore, mais d'un amas de protoplasme irrégulier qui pousse des pseudopodes de tous les côtés, provoquant la résolution des cellules nutritives dont les contours deviennent irréguliers et dont le noyau disparaît. BRAUER ne suit pas l'évolution si caractéristique de la vésicule germinative de l'œuf en formation. Sa figure 7, planche XVIII, où une belle

tache germinative est représentée dans la vésicule germinative d'un œuf complètement développé, me donne la certitude qu'il n'a pas vu ce noyau, car chez la *Tubulaire* l'expulsion de la tache germinative devenue achromatique dans le cytoplasme est caractéristique du début de la formation de l'œuf. Il décrit la couche marginale du cytoplasme comme non limitée par une membrane, ignorant ainsi la membrane anhiste qui entoure l'œuf. Enfin il ne reconnaît pas la fragmentation par karyorhexis des pseudocellules donnant les petites sphères nutritives, disséminées dans le cytoplasme de l'œuf.

DOFLEIN (F.-Th.) (1896) observe la formation de l'œuf chez *T. larynx*. L'œuf est d'abord formé d'une seule cellule très différente des autres par sa taille plus grande. Le plasma de l'œuf définitif est formé, sans différenciation aucune, par la somme des plasmas des cellules germinales fusionnées. Jusque là, je suis de son avis. Mais, d'après lui, les noyaux, sauf un, sont digérés dans des vacuoles. Ceci est inexact, puisque les pseudocellules persistent très longtemps et sont quelquefois rejetées à l'extérieur, sans grande transformation.

DOFLEIN n'a vu que le premier mode de formation de l'œuf.

GRÖNEBERG (G.) (1897) chez *T. coronata*, n'admet pas l'origine plasmodiale de l'œuf soutenue par DOFLEIN. Il observe une différenciation très précoce en *cellules ovulaires* et *cellules nourricières*. A son avis, une cellule ovulaire grossit et devient l'œuf définitif sans fusion des cellules qui l'entourent, mais en vacuolisant son cytoplasme aux dépens des cellules nourricières. La vérité est que, lorsque la cellule ovulaire placée dans des conditions de nutrition favorables, a pris le pas sur les autres, elle fusionne progressivement les cellules voisines, laissant comme preuve irréfutable les noyaux de ces cellules à peine transformés sous forme de pseudocellules.

LABBÉ (A.) (1899) étudie le gonophore de la *Tubulaire* en même temps que celui de la *Myriothèle*. Tout ce que nous avons dit, à propos de la formation de l'œuf de la *Myriothèle*, peut se répéter pour la *Tubulaire* ; il suffit donc de signaler les différences. Tandis que chez la *Myriothèle* il se forme dans le gonophore un seul œuf, chez la *Tubulaire*, il y a trois ou quatre générations d'œufs, et non deux ou trois comme le soutient LABBÉ. Quant au noyau qui persiste et devient le noyau définitif, LABBÉ pense qu'il est toujours bien visible, central ou sub-central. Pour ma part, le noyau de l'œuf en formation a été toujours difficile à trouver et à partir du moment où il commence à avoir une taille assez considérable, il est

toujours périphérique. Il peut très bien passer inaperçu, différant très peu du cytoplasme qui l'entoure, sa tache germinative devenue achromatique ayant été expulsée dans le cytoplasme. De sorte que je me demande si c'est bien le noyau de l'œuf que LABBÉ désigne ou bien plutôt le noyau d'un ovocyte devenu pseudocellule. Si nous ajoutons à cela que, traitant de l'ovogénèse des genres *Myriothela* et *Tubularia*, LABBÉ ne donne aucune description, ni aucun dessin du noyau de l'œuf à structure si particulière, la supposition devient très vraisemblable.

Comme pour la *Myriothèle*, LABBÉ ne pense pas qu'on puisse ramener le mode de formation de l'œuf de la *Tubulaire* au cycle normal de l'ovogénèse des *Métazoaires*. Nous verrons bientôt qu'il est encore dans l'erreur à ce sujet.

SCHNEIDER (K.) (1902) ne voit pas, chez *T. mesembryanthemum*, que toutes les cellules génitales du gonophore ont même valeur, puisqu'il les différencie en *cellules-œufs* et *cellules vitellines*. Dans la fusion des cellules vitellines avec les cellules-œufs, il n'y aurait pas, d'après lui, simple addition de cytoplasme mais, sous l'influence du noyau de l'œuf, transformation des grains cytoplasmiques des cellules vitellines, employés ensuite dans l'accroissement du cytoplasme de l'œuf. Cette supposition devient tout à fait invraisemblable si, comme nous l'admettons, toutes les cellules génitales ayant même valeur ont même composition chimique. L'addition pure et simple des cytoplasmes est la conséquence naturelle de la fusion des ovocytes. Quant aux noyaux des cellules vitellines fusionnées, leur division par amitose est très douteuse et la présence de plusieurs d'entre eux dans une même vacuole cytoplasmique indique un rapprochement dont on peut suivre toutes les étapes successives.

HARGITT (G.-T.) (1909), chez *T. crocea*, constate la différenciation des cellules qui remplissent le gonophore en *cellules-œufs* et *cellules vitellines*. Il voit dans les cellules-œufs seulement la chromatine s'agencer en un spirème, qui se découpe en chromosomes ayant la forme d'anses. Les chromosomes se groupent à un pôle, leurs extrémités libres fixées à la membrane nucléaire : c'est le stade *synapsis* et la réduction chromatique paraît avoir lieu à ce moment, bien qu'HARGITT ne puisse déterminer comment cette réduction s'accomplit ; puis se produit la période de *grand accroissement*, avec expulsion d'un nucléole devenu achromatique et sortie du suc nucléolaire dans la vésicule germinative où il doit entrer dans la constitution des chromosomes de la future mitose du premier globule polaire.

PÉREZ (Ch.) (1913), reconnaît que toutes les cellules germinales qui remplissent le gonophore de *T. indivisa* ont même valeur et que c'est seulement un avantage de nutrition, qui en favorise quelques-unes qui grossissent pour devenir des ovules. Je suis de son avis, mais ce sont des *ovocytes* qui, à ce stade, remplissent le gonophore et non des ovogonies, car le stade synapsis caractéristique de l'ovocyte I n'est pas rare. L'œuf a des formes singulières pendant la croissance. Il peut avoir des *plis profonds* qui le découpent en lobes, donnant l'apparence d'un cloisonnement, mais l'œuf complètement développé ne présente plus aucune trace de cloison. La croissance de l'ovule ne se fait pas seulement par vacuolisation intense de son protoplasme, comme le pense PÉREZ. Si cette vacuolisation a lieu, en effet, dès le début de la croissance de l'ovocyte privilégié, elle est immédiatement suivie d'une fusion des cytoplasmes des ovocytes voisins, dont les noyaux dégénèrent immédiatement, par karyorhexis et sont réduits à l'état de granules basophiles très petits, dispersés dans le cytoplasme. Ces stades de dégénérescence rapide sont certainement passés inaperçus à PÉREZ. D'ailleurs, la fusion continue avec la croissance de l'œuf et la dégénérescence des noyaux des ovocytes diminue de plus en plus, de sorte que les derniers noyaux englobés sont à peine transformés. On y trouve du *karyorhexis* et de la *pycnose*, mais j'ai toujours cherché, en vain, la mince calotte de cytoplasme entourant le noyau dégénéré que signale PÉREZ. A mon avis, la pseudocellule est un noyau et non pas une cellule.

OSCHMANN (A.) (1923) reconnaît la formation de l'œuf chez *T. mesembryanthemum*, par une fusion des ovocytes en plusieurs foyers, mais il ne dit mot de la formation, la structure et la situation du noyau de l'œuf. C'est un oubli regrettable, car il lui sera difficile de décrire les phénomènes de maturation et de fécondation.

§ III. — Conclusion

En résumé, nous devons distinguer chez *T. mesembryanthemum* jeune deux espèces de gonophores différant par leur taille : 1^o le petit gonophore qui donne l'œuf normal ; 2^o le grand gonophore qui donne l'œuf géant. Adultes, ils deviennent à peu près de même taille.

Le petit gonophore femelle jeune se montre rempli d'ovogonies en mitose, dont la dernière génération montre dans le noyau le stade *synapsis* caractéristique de l'ovocyte I. Les ovocytes sont tous égaux, ont même

structure, ne permettant pas par conséquent de faire une distinction en cellules nourricières ou cellules vitellines et en cellules-œufs. Ils forment un véritable *tissu germinale*.

La formation de l'œuf définitif se fera comme chez la *Myriothele*, suivant deux modes différents mais présentant toutes les transitions.

1° Le point de départ de l'œuf sera une cellule unique placée dans la zone apicale du gonophore.

2° Le point de départ de l'œuf sera plusieurs cellules placées contre l'endoderme gastrique du gonophore.

Dans le premier cas, la cellule unique grossit d'abord en vacuolisant son cytoplasme, puis fusionne progressivement les ovocytes voisins, formant un *amibe gigantesque* qui entoure complètement le spadice, et attire à son profit tous les matériaux nutritifs.

Dans le deuxième cas, les quelques cellules privilégiées, en contact avec la mésoglée, vacuolisent très vite leur cytoplasme, puis fusionnent progressivement les ovocytes voisins, de manière à entourer complètement le spadice, comme dans le cas précédent. Mais ici la fusion a lieu par aires séparées qui arrivent au contact et ne se fusionnent que très tard, cette fusion allant toujours du centre vers la périphérie du gonophore.

Dans les deux cas, la fusion des ovocytes commence très tôt, les cytoplasmes s'ajoutent et les noyaux des ovocytes dégénèrent très vite, par karyorhexis, se réduisent en grains basophiles très fins qui se disséminent dans le cytoplasme et font supposer un accroissement propre de l'œuf, Cette digestion devient de plus en plus lente, de sorte que lorsque les derniers ovocytes sont englobés, leur transformation est légère et leur noyau toujours très reconnaissable. Ils constituent les pseudocellules que l'on rencontre dans les stades larvaires avancés.

Le noyau de l'œuf définitif est le noyau de l'ovocyte privilégié ; ce noyau augmente vite son volume dès le début ; il change de structure et se rapproche de la périphérie de l'œuf, position qu'il gardera jusqu'à la fin de la maturation. Sa tache germinative, d'abord très chromatique, devient plasmatique, sa chromatine se résolvant en grains qui se répandent dans le noyau ; finalement le nucléole est expulsé dans le cytoplasme, où l'on perd sa trace.

Le noyau de l'œuf a alors 30 μ de diamètre, entouré d'une couche de cytoplasme germinatif très délicat ; sa membrane colorable porte de nombreux chromioles, son réseau à mailles très serrées a de nombreux grains chromatiques, à peu près égaux et uniformément répartis ; le suc nucléaire

a une chromaticité générale semblable à celle du cytoplasme qui l'entoure, de sorte que le noyau peut passer souvent inaperçu ; c'est peut-être la cause pour laquelle la grande majorité des auteurs n'en parle pas.

CHAPITRE XIII

MATURATION DE L'ŒUF NORMAL

§ I. — Recherches personnelles

a) FORMATION DU PREMIER GLOBULE POLAIRE

L'œuf ayant atteint son complet développement, son noyau se rapproche complètement de la périphérie de l'œuf et sa structure intime subit des transformations qui le préparent à la première mitose de maturation. La figure 39, planche V, le représente entouré d'un cytoplasme à granulations très fines et très condensées à son contact ; à distance, il présente insensiblement un réseau à alvéoles de plus en plus grandes. On n'y distingue aucun grain plus fortement coloré, qui puisse être considéré comme un centrosome. La membrane du noyau est encore intacte, continue sur toute sa surface et colorée uniformément. Dans l'intérieur, la chromatine qui était régulièrement disséminée en blocs nombreux, sur la partie interne de la membrane et sur les filaments du réseau, voit ces blocs se disposer en filaments moniliformes, qui s'entre-croisent et sont surtout nets et vivement colorés, au pôle qui avoisine la périphérie de l'œuf. Les filaments du réseau ont l'air de se fondre avec la chromatine pour constituer le spirème.

Au stade suivant (fig. 31, planche IV), la membrane du noyau a disparu, comme si elle avait été digérée. Le cytoplasme qui l'entourait a pris une colorabilité plus accusée et ses granulations sont plus irrégulières, ce qui tient à ce qu'il y a eu expulsion de chromatine non employée dans la formation du spirème. Impossible de discerner à ce stade ni centriole, ni aster. Le spirème très long s'est découpé en 16 tronçons égaux, légèrement sinueux qui s'incurvent en leur milieu pour prendre la forme d'un U ou d'un V largement ouvert. Le nombre normal de chromosomes dans la cellule somatique est de 16 et ainsi le doublement des chromosomes de

L'œuf ne s'est pas encore produit, mais va bientôt avoir lieu. Dans la figure 31, planche IV, les chromosomes paraissent vouloir se doubler, en s'appliquant deux à deux dans le sens longitudinal. Les figures 32 et 33, planche IV représentent les deux coupes successives intéressant le premier fuseau de maturation. La figure 33, planche IV, nous montre un fuseau de $15\ \mu$ de grand axe et $8\ \mu$ de petit axe. Son grand axe est donc égal à la moitié du diamètre du noyau de l'œuf. Les centrosomes, bien développés, présentent chacun un centriole très basophile ; autour de ce centriole, une zone médullaire légèrement colorée, puis extérieurement une zone corticale plus colorée et finement granuleuse. A partir de la zone corticale les rayons astériens très longs, divergent et vont se perdre dans le cytoplasme en se continuant, par leurs extrémités, avec le fin réticulum protoplasmique. Le fuseau est formé de fibres très nombreuses, nettement colorées, et qui peuvent être facilement suivies d'une centrosphère à l'autre. Les fibres les plus externes qui sont fortement convexes se confondent insensiblement avec les filaments astériens.

A l'équateur de ce fuseau, assez irrégulièrement disposés, se trouvent huit chromosomes ayant une forme trapue, plus ou moins sphérique. C'est à n'en pas douter les huit *tétrades*, c'est-à-dire les 8 chromosomes bivalents provenant de l'agencement, deux à deux, des 16 chromosomes monovalents, du stade du noyau se préparant à la maturation, précédent. Les deux coupes qui se suivent semblent présenter au total plus de huit chromosomes, mais en réalité, trois ou quatre des chromosomes apparaissent sur les deux coupes. La direction du premier fuseau de réduction est encore parallèle à la surface voisine de l'œuf. Dès que l'anaphase de cette mitose va avoir lieu, le fuseau, par un mouvement de rotation de près de 90 degrés, va se redresser de plus en plus, de sorte qu'à la fin de l'anaphase, lorsque les chromosomes divisés se sont rapprochés de leur centrosome respectif, le fuseau a alors une direction nettement perpendiculaire à la surface de l'œuf. L'aster périphérique du fuseau voit ses rayons dirigés vers l'extérieur se réduire considérablement et disparaître ; seuls subsistent les rayons dirigés vers le cytoplasme. A cette place, apparaît une saillie conique, qui s'accroît de plus en plus et dans laquelle pénètrent peu à peu le centrosome avec sa centrosphère, les chromosomes voisins et la moitié du fuseau. Cette saillie grossit encore, se pédiculise et se sépare enfin de l'œuf. Le premier globule polaire est expulsé et l'œuf est devenu ovocyte de deuxième ordre.

b) FORMATION DU DEUXIÈME GLOBULE POLAIRE

La formation et l'expulsion du deuxième globule polaire va suivre immédiatement l'expulsion du premier, sans période de repos. La division du centrosome resté dans l'œuf, se produit immédiatement ; cependant elle peut avoir lieu d'une façon prématurée, au moment de l'anaphase du premier fuseau de maturation. On voit alors, au pôle inférieur de ce fuseau, deux petits centrioles, au milieu de la région claire et homogène de la centrosphère.

Le premier globule polaire étant rejeté, les deux centrioles du centrosome de l'œuf s'écartent l'un de l'autre, la centrosphère qui les contient s'allonge, prenant une forme ovoïde et il apparaît de fins filaments qui s'étendent d'un centriole à l'autre, constituant l'ébauche du 2^e fuseau de maturation. Chaque centriole s'entoure de rayons constituant une centrosphère. Les 8 chromosomes restés dans l'œuf et placés autour du centrosome unique se disposent à l'équateur du 2^e fuseau de maturation. A ce moment ce fuseau occupe une position légèrement oblique, par rapport à la surface voisine de l'œuf. Mais peu à peu, il prend une position nettement perpendiculaire à cette surface (fig. 40 et 41, pl. V). Les centrosomes continuant à s'éloigner l'un de l'autre, le 2^e fuseau de maturation prend ses dimensions définitives. Son grand axe mesure 10 μ alors que le diamètre de l'œuf est de 300 μ . Il est de taille inférieure à celle du premier fuseau. Ses fibres sont beaucoup plus fines, les rayons des asters sont beaucoup moins nets. L'aster externe est absent. La surface du fuseau étant directement en contact avec l'épithélium sous-ombrelle, le premier globule polaire expulsé est déjà divisé en deux globules polaires secondaires qui se trouvent coincés entre cet épithélium et la surface de l'œuf. Ils exercent ainsi une pression qui produit un enfoncement et aplatit l'aster externe et le pôle périphérique du fuseau. Le deuxième globule polaire prendra naissance au même endroit que le premier. La figure 40, planche V, nous montre les chromosomes placés sur la plaque équatoriale en métaphase, l'un de ceux-ci étant nettement en dehors. Déjà cependant, un étranglement médian se produit, indice de leur division très prochaine et, par conséquent, premier début de l'anaphase. Le centrosome et la centrosphère inférieure sont invisibles à la figure 40, planche V, mais à la figure 41, planche V, qui est la coupe suivante, on voit déjà dans la centrosphère inférieure deux centrioles appliqués l'un

contre l'autre et qui proviennent de la division du centriole postérieur. Cette division du centriole, à laquelle je n'attache aucune importance, a été interprétée par GRIFFIN (1896) comme une indication de phénomènes ancestraux.

Pendant la formation du deuxième fuseau de maturation, le premier globule polaire expulsé se divise pour donner deux globules polaires secondaires déjà formés (fig. 40 et 41, pl. V). La division des chromosomes bivalents, sans stade de repos pour permettre à la chromatine de se reconstituer, entraîne la réduction chromatique. L'anaphase est accompagnée d'une saillie de la surface de l'œuf, comme dans l'expulsion du premier globule polaire. Dans cette saillie, le centrosome externe, la centrosphère, les chromosomes et la moitié supérieure du fuseau, s'engagent pour constituer le deuxième globule polaire qui est expulsé et repousse les deux globules polaires secondaires.

La réduction chromatique opérée, l'œuf ne contient plus que huit chromosomes monovalents ; il est mûr. Les chromosomes restés dans le cytoplasme de l'œuf se vésiculisent et donnent naissance au pronucléus femelle qui va conserver pendant un temps relativement court le centrosome interne de l'œuf devenu l'ovocentre.

§ II. — Historique et critique

La maturation de l'œuf de *Tubularia* a été complètement délaissée par la grande majorité des chercheurs qui ont étudié l'ovogénèse de cet animal. Les autres ont simplement signalé l'expulsion des globules polaires en les schématisant ; seuls HARGITT, chez *T. crocea*, et BRAUER, chez *T. mesembryanthemum*, en donnent une description étendue avec de bonnes figures.

CIAMICIAN (1878-79) soutient que la vésicule germinative de l'œuf adulte de *T. mesembryanthemum* est invisible, à cause de la constitution particulière du vitellus de l'œuf. Mais, dit-il, on ne peut douter de son existence puisque les globules polaires, constamment existants, fournissent le témoignage le plus sûr de sa présence. Ces globules polaires apparaissent, en grand nombre, dans les gonophores qui renferment beaucoup d'œufs, et comme on peut, dit-il, les prendre pour de jeunes cellules-œufs, ils ont rendu difficile l'explication des circonstances de la formation de l'œuf.

Dans le gonophore normal, il n'y a qu'un œuf qui se développe à chaque

génération et cet œuf ne peut pas expulser plus de deux globules polaires. Il ne peut, dans l'explication de CIAMICIAN, être question du gonophore normal puisqu'il y a de NOMBREUX ŒUFS et partant beaucoup de globules polaires. Il est donc très probable que CIAMICIAN a étudié des *gonophores à œufs géants de T. mesembryanthemum*. Ces œufs géants, comme nous le verrons dans un prochain chapitre, se divisent en plusieurs œufs secondaires expulsant chacun des globules polaires. D'ailleurs, sa figure 22, planche XVIII, montre un gonophore mûr avec deux embryons d'âge presque semblable, qui doivent provenir de la même génération d'œufs. La figure 19 de la même planche montre, à droite un œuf géant se divisant en trois œufs secondaires.

BRAUER (A.) (1891) déclare lui-même qu'il y a des lacunes dans ses observations sur la maturation de l'œuf de *T. mesembryanthemum*. Il prétend que le nucléole de la vésicule germinative de l'œuf existe encore lorsque les chromosomes du premier fuseau de maturation sont visibles, alors qu'il a disparu depuis le début de l'accroissement de l'œuf. Il n'a vu, lui-même, aucun des deux fuseaux de maturation et prétend que CIAMICIAN et TICHOMIROFF se sont trompés quand ils ont cru voir l'expulsion des globules polaires. Il représente les chromosomes de la vésicule germinative se préparant à la maturation, sous forme de corps courts et épais, alors qu'ils sont après digestion de la membrane cellulaire (fig. 31, planche IV), en forme de V ou d'U très ouvert.

ALLEN (1900), chez *Parypha (Tubularia) crocea* dit : « Je suis forcé de conclure que le noyau de l'œuf mûr est formé par la réorganisation des fragments de la matière nucléaire éparpillée dans le cytoplasme ». A l'encontre de ce que pense ALLEN, la vésicule germinative ne disparaît pas au moment de la maturation, et il n'y a pas éparpillement de la matière nucléaire dans le cytoplasme, mais à la première mitose de maturation, il y a dissolution habituelle de la membrane nucléaire et mélange de karyoplasme avec le cytoplasme.

SCHNEIDER (K.) (1902) dit simplement que l'expulsion des globules polaires chez *T. mesembryanthemum* se produit en même temps à peu près que la fécondation. SCHNEIDER n'a certainement pas constaté cette expulsion, car il l'aurait vue se produire lorsque l'œuf est enfermé dans l'épithélium sous-ombrelle. La fécondation ne se produit que lorsque l'œuf ayant expulsé les globules polaires rompt cette membrane.

HARGITT (G.-T.) (1909), voit dans les phénomènes de préparation à la maturation de l'œuf de *T. crocea*, la chromatine du noyau se disposer

régulièrement en grosses masses sur le réseau plasmatique du noyau. Pour ma part, je n'ai jamais vu cette structure, la chromatine du noyau à ce stade étant à l'état de granules qui se disposent en files nombreuses formant le spirème. D'autre part, la vésicule germinative ne s'étire jamais en extrémité pointue qui soulève la surface de l'œuf, au contraire, là où va se former le premier fuseau de maturation, la surface de l'œuf s'enfonce légèrement, devenant ainsi à peu près parallèle au grand axe du fuseau. Le premier globule polaire est déjà divisé en deux globules polaires secondaires, que la deuxième mitose de maturation est encore à la fin de la métaphase, alors que pour HARGITT le deuxième globule polaire a été expulsé déjà.

PÉREZ (Ch.) (1913) n'a rien observé des phénomènes de la maturation chez *T. indivisa*.

OSCHMANN (1923), chez *T. mesembryanthemum*, décrit de la façon suivante la maturation de l'œuf : ce n'est pas la vésicule germinative qui fait la réduction chromatique, mais le synkaryon. Celui-ci présente un *dualisme chromatique* manifeste : une partie de la chromatine (*chromatine femelle*) est située vers la périphérie de l'œuf, celle-là seule subit la réduction chromatique ; l'autre (*chromatine mâle*), située vers le centre de l'œuf, ne subit pas de changement. Cette interprétation nouvelle des phénomènes de maturation n'est pas, malheureusement, appuyée sur des dessins exacts de préparations irréprochables.

§ III — Conclusion.

Les phénomènes de la maturation de l'œuf normal de *T. mesembryanthemum* sont dans leurs grandes lignes, conformes à ceux des *Métazoaires*.

Le noyau qui a perdu, depuis le stade de début de la formation de l'œuf, sa structure de vésicule germinative, se rapproche complètement de la périphérie de l'œuf, entouré d'un cytoplasme germinatif à grains très fins et très condensés. On ne peut y distinguer, à ce stade, de centrosome. La chromatine interne, d'abord régulièrement disséminée en grains nombreux, sur la partie intérieure de la membrane, et sur les filaments du réseau, se dispose en filaments moniliformes, pour former le spirème. Puis la membrane du noyau disparaît. Le spirème se découpe en 16 tronçons égaux, qui prennent la forme d'un U largement ouvert. A ce stade se forment les chromosomes bivalents par, semble-t-il, doublement

longitudinal de chaque chromosome. Le premier fuseau se forme d'abord parallèle à la surface de l'œuf, avec centrosomes et asters bien développés. A l'équateur, se placent les 8 chromosomes bivalents ou *tétrades* qui, à l'anaphase, se coupent chacun en deux par une section perpendiculaire au fuseau.

A ce stade, le fuseau, par un mouvement de rotation, devient perpendiculaire à la surface de l'œuf. Une saillie se forme dans laquelle s'engagent le centrosome et les chromosomes voisins, constituant le premier globule polaire. Celui-ci expulsé, l'œuf est ovocyte II.

L'expulsion du 2^e globule polaire suit, sans stade de repos. Le deuxième fuseau, plus petit que le premier, n'a pas d'aster externe. Le premier globule polaire se divise en deux globules polaires secondaires. Les chromosomes bivalents se placent sur la plaque équatoriale. Ils se divisent, sans reconstitution de la chromatine, opérant ainsi la réduction chromatique. Les chromosomes restés dans l'œuf sont monovalents. L'œuf est mûr. Le pronucléus femelle conserve un certain temps son ovocentre.

CHAPITRE XIV

FÉCONDATION DE L'ŒUF NORMAL

§ I. — Recherches personnelles

L'œuf mûr occupe toute la partie externe du manubrium. Il est entouré d'une membrane anhiste de 1 μ d'épaisseur. Son centre est formé de protoplasme, à structure alvéolaire, à granulations basophiles très fines, provenant de la dégénérescence des pseudocellules. L'écorce externe de l'œuf contient de nombreuses pseudocellules de toutes les tailles qui sont des noyaux d'ovocytes à peine transformés. A ce stade, l'œuf va quitter l'intérieur de la paroi du manubrium qu'il occupe pour tomber dans la cavité de la cloche. La pression qu'il exerce extérieurement sur l'épithélium sous-ombrelle amène la rupture de celui-ci (fig. 27, planche IV) et la masse du cytoplasme, tel un amibe, coule dans la cavité de la cloche où il pourra maintenant être fécondé.

Comment les spermatozoïdes arrivent-ils dans le gonophore femelle, pour féconder l'œuf mûr ?

Les colonies de *Tubulaire* mâle sont placées le plus souvent à côté des colonies femelles, mais cependant toujours bien distinctes. Lorsque le gonophore mâle est mûr, sa cavité germinale est pleine d'un nombre incalculable de spermatozoïdes. Le manubrium, qui fait saillie à l'extérieur, entre les quatre petits rudiments de tentacules, est doué de mouvements actifs. Il peut facilement se rétracter à l'intérieur du gonophore, laissant ainsi l'ouverture du gonophore libre. Dès lors, la masse du sperme rompt le mince épithélium sous-ombrelle qui le recouvre, et les spermatozoïdes libres remplissent la cavité de la cloche, sortent par son ouverture supérieure et sont libres dans l'eau de la mer. On aperçoit très bien leur passage à l'extérieur, la manubrium étant dilaté et bouchant l'ouverture du gonophore. Les spermatozoïdes s'insinuent alors entre la paroi de l'ouverture du gonophore, et celle du manubrium qui bouche cette ouverture. Pour venir dans le gonophore femelle féconder l'œuf mûr, les spermatozoïdes vont refaire, en sens inverse, le chemin qu'ils ont effectué pour sortir du gonophore mâle. Ils arrivent ainsi dans la cavité de la cloche du gonophore femelle, au moment où l'œuf, venant de faire sa réduction chromatique, tombe dans cette cavité. De nombreux spermatozoïdes, doués de mouvements très actifs, évoluent autour de lui et l'un d'eux pénètre, la tête en avant, dans son cytoplasme, abandonnant sa longue queue à l'extérieur. Je n'ai jamais vu de cône d'attraction se former à la périphérie du cytoplasme, pour venir au contact du spermatozoïde. La pénétration du spermatozoïde se produit, en un point quelconque de l'œuf, et celle-ci accomplie, je n'ai jamais constaté l'épaississement non de la membrane externe, puisqu'elle fait défaut, mais de la zone superficielle du cytoplasme qui, dans la majorité des œufs, empêche la pénétration de plusieurs spermatozoïdes.

Dès qu'il a pénétré dans le cytoplasme de l'œuf, le spermatozoïde présente des modifications importantes. Sa tête piriforme, formée par le noyau massif, conserve quelque temps sa forme et sa grande chromaticité. Le cytoplasme de l'œuf se condense autour de lui, l'englobant ainsi dans une zone épaissie, formée par de très fines et très nombreuses granulations basophiles (fig. 59, planche VI). Le centrosome apparaît alors, formé d'un centriole chromatique très net, d'une centrosphère bien limitée, de laquelle part un aster spermatique, formé de nombreux et longs rayons à structure moniliforme dont les derniers granules vont se perdre dans les travées du cytoplasme ambiant. Dans la figure 59, planche VI, la tête du spermatozoïde, qui a pénétré suivant une direction perpendi-

culaire à la surface de l'œuf, est en train d'opérer un mouvement de rotation de 180° , de façon que la partie postérieure, primitivement tournée en dehors, se trouve à la fin de la rotation tournée en dedans. Le centrosome du spermatozoïde étant, avant tout, un centre dynamique, on comprend très bien qu'il abandonne la périphérie de l'œuf, pour se rapprocher du centre. D'ailleurs d'après KOSTANECKI et WIERZEJSKI (1896), chez *Physa*, le centrosome tend toujours à occuper le centre géométrique de la cellule. La rotation de la tête terminée, sa forme et sa couleur changent (fig. 35, pl. IV), pour constituer le pronucléus mâle. Elle augmente de volume, en se vacuolisant ; ses contours deviennent moins nets et sa coloration moins intense. Sa chromatine, en masse homogène, se divise en un certain nombre de fragments qui, d'abord placés côte à côte, s'éparpillent. En même temps apparaît, dans l'intérieur, un fin réseau plasmatisque à mailles remplies d'un suc nucléaire incolore. C'est le pronucléus mâle. Cette transformation de la tête du spermatozoïde, en pronucléus mâle, peut se produire quelquefois, comme le représente la figure 35, planche IV, avant le mouvement de rotation de 180° . Le pronucléus mâle se présente comme un noyau ovoïde de $12\ \mu$ de grand axe avec un centrosome à aster spermatique très développé, mais où le centriole est difficile à mettre en évidence. Ce pronucléus mâle est entouré d'une zone de protoplasme germinatif très finement granuleux. Après la réduction chromatique, le pronucléus femelle est un noyau de forme arrondie de $13\ \mu$ de diamètre. Sa membrane très nette porte de très fines granulations chromatiques ; dans son intérieur, un réseau plasmatisque peu visible porte quelques rares grains chromatiques. Son ovocentre devient de moins en moins visible et finit par disparaître bientôt. Une plage de cytoplasme germinatif à grains très fins entoure le pronucléus femelle (fig. 36, pl. IV). Les deux pronucléi mâle et femelle se distinguent très facilement l'un de l'autre par leur structure. Le pronucléus mâle, en dehors de son centrosome très bien développé, est fortement chromatique. La chromatine, sous forme de nombreux grains appliqués à la partie interne de la membrane, est disséminée encore en gros grains rapprochés sur le réseau plasmatisque, indiquant déjà la formation prochaine du spirème et des chromosomes mâles. Le pronucléus femelle est, au contraire, très peu chromatique. A ce stade, le spermo-centre se divise en deux centrosomes-filles qui s'écartent l'un de l'autre. Les deux pronucléi arrivent bientôt au contact, ils s'appliquent d'abord l'un contre l'autre et au point de jonction la membrane de séparation disparaît.

Puis la chromatine du pronucléus mâle semble couler sous forme de filaments très fins dans le pronucléus femelle, de sorte que lorsque l'union des deux pronucléi est finie, toute la chromatine mâle occupe la partie centrale du pronucléus femelle et ainsi le pronucléus mâle semble être inclus dans le pronucléus femelle (fig. XLVI *bis*). Le premier noyau de segmentation ainsi formé ne reste pas au centre de l'œuf, mais émigre à la périphérie, du côté de la paroi du gonophore.



FIG. XLVI *bis*. Fécondation de l'œuf. Pénétration de la chromatine mâle dans le pronucléus femelle, $\times 1600$.

§ II. — Historique et critique

La fécondation chez la *Tubulaire* a été très rarement observée. CIAMICIAN (1878-79) n'a pas vu de stade de fécondation chez *T. mesembryanthemum*. Cependant, il reconnaît comment les choses se passent. Si les spermatozoïdes pénètrent par l'ouverture apicale du gonophore femelle pour aller féconder les œufs mûrs (*sic*) qui y sont contenus, c'est que ces œufs mûrs sont comme nous le verrons bientôt, des œufs secondaires provenant dans chaque gonophore femelle d'un œuf géant.

BRAUER (A.) (1891) pense que l'endroit où le spermatozoïde pénètre dans l'œuf de *T. mesembryanthemum* est très variable puisqu'on le trouve aussi dans d'autres endroits que dans la région des globules polaires. Lorsqu'il a pénétré, il se transforme bientôt en pronucléus mâle, non par

transformation du cytoplasme germinatif qui l'entoure, comme le croit BRAUER, mais en se vacuolisant. Il y a toujours, pense-t-il, une irradiation autour du spermatozoïde et il est incertain qu'elle existe autour du noyau de l'œuf ; quand elle existe, elle doit être considérée comme appartenant au spermatozoïde.

BRAUER n'a pas observé le stade de fusion des deux pronucléi, mais, dit-il avec raison, elle doit se produire puisqu'il a observé fréquemment, près de la périphérie, le noyau de segmentation qui paraît homogène, sans nucléole et possède toujours une grande irradiation.

SCHNEIDER (K.) (1902) décrit que, lorsque l'œuf de *T. mesembryanthemum* tombe dans la cavité de l'ombrelle, il peut pénétrer dans son cytoplasme plusieurs spermatozoïdes, mais un seul se vacuolise en noyau mâle antérieur, avec un spermocentre. Il y a donc *poly-spermie*, mais SCHNEIDER ne donne aucun détail sur ce phénomène très important

HARGITT (G.-Th.) (1909) n'a pas vu le stade de fécondation chez *T. crocea*. Dans l'œuf, où il trouve un spermatozoïde non vacuolisé avec aster, il aurait dû trouver le pronucléus femelle, l'expulsion des globules polaires étant toujours terminée à ce moment chez *Tubularia* et les deux pronucléi mâle et femelle commençant à se rapprocher l'un de l'autre, pour arriver au contact et se fusionner. Encore une fois le pronucléus femelle de *Tubularia* est le plus souvent difficile à trouver, à cause de sa pauvreté en chromatine qui lui donne un aspect très peu différent du cytoplasme environnant, de là son absence apparente.

OSCHMANN (1923) ne reconnaît pas le noyau de l'œuf en formation chez *T. mesembryanthemum*. Ce noyau, d'après lui, prendrait naissance dans l'œuf, formé aux dépens du cytoplasme germinatif qui entoure le spermatozoïde qui a pénétré : désagrégeant le spermatozoïde, il forme une vésicule interprétée comme *synkaryon*, qui va faire sa réduction chromatique. L'interprétation d'OSCHMANN ne peut reposer que sur des préparations médiocres. Avec de bonnes préparations il aurait pu se rendre compte : d'abord qu'il est toujours possible de trouver le noyau de l'œuf à n'importe quel stade de sa formation ; ensuite que ce noyau fait sa réduction chromatique normale et que la formation des pronucléi et leur rapprochement, pour former le *synkaryon*, ne présente absolument rien d'anormal.

§ III. — Conclusion

L'œuf, ayant expulsé ses globules polaires, est mûr. Son noyau ou pronucléus femelle, périphérique, perd graduellement son ovocentre et son aster. Ce pronucléus femelle va se déplacer radiairement vers le centre de l'œuf, à la rencontre du pronucléus mâle.

Le gonophore mâle mûr est rempli d'une énorme quantité de spermatozoïdes formant une masse de sperme maintenue par l'épithélium sous-ombrelle qui la recouvre. Cet épithélium crève, les spermatozoïdes mis en liberté dans la cavité de la cloche passent à l'extérieur par son ouverture supérieure, ou entre les parois de l'ouverture et les parois du manubrium, si celui-ci fait saillie à l'extérieur. De toute façon, les spermatozoïdes sont d'abord libres dans l'eau de la mer, et passent dans le gonophore femelle par l'ouverture de la cloche, entourée de ses huit rudiments de tentacules. Les spermatozoïdes arrivent ainsi en contact avec la paroi de l'œuf qui vient d'être rejeté dans la cavité de la cloche. Un spermatozoïde pénètre dans l'œuf, perd sa queue, et fait sa rotation de 180°, plaçant ainsi son centrosome vers le centre de l'œuf. Il devient alors pronucléus mâle en augmentant considérablement de volume, par vacuolisation et fragmentation de sa chromatine. Les deux pronucléi mâle et femelle ont un aspect tout à fait différent. Le pronucléus mâle est très fortement chromatique, tandis que le pronucléus femelle est très peu chromatique. Le pronucléus mâle rencontre le pronucléus femelle au voisinage du centre de l'œuf. Ils s'appliquent l'un contre l'autre et la membrane de séparation disparaît. La chromatine mâle fuse, en filaments très fins, dans le pronucléus femelle, et finalement le pronucléus mâle paraît être inclus dans le pronucléus femelle.

CHAPITRE XV

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF NORMAL

§ I. — Recherches personnelles

La fécondation chez *T. mesembryanthemum* a eu lieu, par l'union des deux pronucléi, suivie de la pénétration du pronucléus mâle dans le pronucléus femelle, au voisinage du centre de l'œuf, si le spermatozoïde

a pénétré par un point de l'œuf opposé au point d'émission des globules polaires. Si, au contraire, le spermatozoïde pénètre par un point voisin du pronucléus femelle, la fécondation a lieu à la périphérie. L'ovocentre a disparu, seul le spermocentre a persisté, sans centriole visible, mais muni d'un aster à vigoureux rayons.

Le premier fuseau de segmentation (fig. 37, pl. IV) va se produire par division du spermocentre en deux centrosomes filles et écartement de ces deux centrosomes. Il est de taille relativement considérable puisqu'il mesure 45 μ d'un pôle à l'autre. Son grand axe est parallèle à la tangente au point le plus rapproché de l'œuf. Chaque pôle du fuseau est formé par un centrosome qui comprend une sphère claire parsemée de fins granules peu colorés, dans laquelle il est impossible de mettre en évidence un centriole. De cette centrosphère partent de nombreux rayons très fins constituant un aster à fibres très serrées. Le fuseau proprement dit a la forme d'un tonnelet très allongé formé de nombreuses fibres allant d'un aster à l'autre; au niveau des pôles, les fibres du fuseau se confondent avec les rayons des asters. La mitose est à l'anaphase. Les chromosomes dédoublés, de forme légèrement allongée dans le sens des fibres du fuseau forment deux plaques se rapprochant chacun de son pôle respectif. Autour du premier fuseau de segmentation, le cytoplasme présente un aspect caractéristique. Alors que dans toute la masse de l'œuf, il a une structure alvéolaire très symétrique, ici il prend un aspect fortement condensé, composé de granules très fins et très denses, formant en un mot une masse de cytoplasme germinatif qui entoure complètement le premier fuseau de segmentation et va se continuer, insensiblement, sur les travées des alvéoles cytoplasmiques.

La segmentation a lieu de deux façons différentes : 1° chaque division nucléaire est suivie d'une division cytoplasmique ; 2° la division du cytoplasme ne se produisant pas après celle du noyau, il se forme d'abord une multiplication de noyaux donnant un œuf *plurinuécléé*, puis la segmentation cytoplasmique commence sur un côté de cet œuf, réduisant ainsi petit à petit son volume indivis. Ces deux modes de segmentation présentent tous les termes de transition possibles, de sorte qu'il est à peu près impossible de rencontrer deux œufs de *Tubulaire* présentant la même segmentation.

En définitive, la segmentation est *totale* mais *inégaie* et le plus souvent sa marche est *irrégulière* ; cependant l'œuf a son matériel vitellin distribué à peu près également dans toute son étendue et non localisé

en un point particulier. L'irrégularité de la segmentation sera due à plusieurs causes, dont la principale sera le développement de l'œuf dans un gonophore fermé.

PREMIER MODE DE SEGMENTATION DE L'ŒUF

Dans le premier mode de segmentation, dès que la fécondation a été opérée, le premier fuseau de segmentation se forme, divisant le noyau de

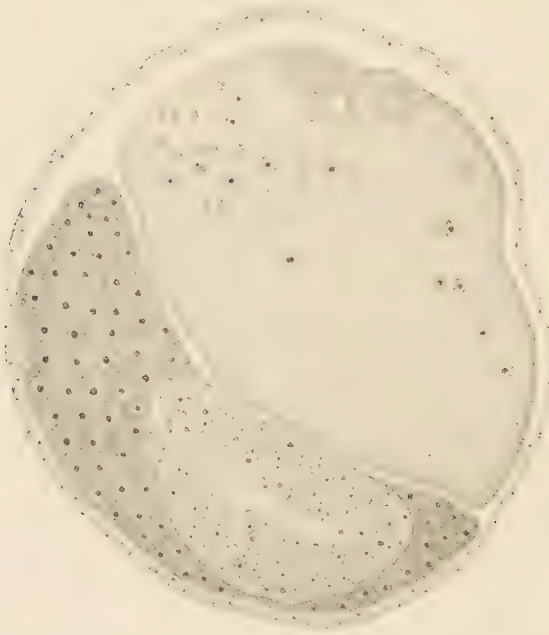


FIG. XLVII. Premier mode de segmentation de l'œuf : la segmentation du cytoplasme suit immédiatement celle du noyau. $\times 172$.

segmentation en deux noyaux filles (fig. XLVII). Déjà, à ce niveau, la périphérie de l'œuf s'est aplatie en une large gouttière (fig. 37, pl. IV), au fond de laquelle va apparaître le premier sillon qui s'enfoncera progressivement, mais lentement, vers l'autre pôle, afin de diviser l'œuf par un plan médian, en deux cellules d'égale grandeur. Mais, le plus souvent, il se produit une nouvelle division nucléaire et le deuxième sillon de segmentation est déjà visible, avant que le premier ait complètement

coupé l'œuf (fig. XLVII). Ce deuxième sillon sera équatorial et déjà la segmentation est inégale, puisque après la deuxième division, il y a une différence de taille entre les deux cellules supérieures qui seront beaucoup plus petites que les cellules inférieures (fig. XLVIII). Dans la segmentation ultérieure, ces deux cellules supérieures, plus petites, se diviseront plus tôt que les grandes, donnant ainsi 4 petites cellules qui continueront toujours à devancer les cellules inférieures beaucoup plus lentes dans leur division (fig. XLIX). Le processus de la segmentation est donc très irrégulier ; malgré cela, de bonne heure, les blastomères se disposent en une

couche unique, produisant toujours une blastula, formée par une trentaine de cellules environ. Cette blastula peut être plus ou moins ovoïde, ou



FIG. XLVIII. Le 2^e sillon formé, la segmentation est inégale, les cellules supérieures sont beaucoup plus petites que les cellules inférieures. $\times 172$.

sphérique, ses cellules, au lieu d'être disposées en un épithélium régulier, sont aplaties ou allongées irrégulièrement. La forme de la blastule dépend en grande partie de l'absence ou de la présence d'autres œufs ou d'autres embryons dans le gonophore. Le spadice et la paroi externe du gonophore constituant des limites plus ou moins rigides, les œufs ou les embryons se pressent mutuellement et prennent une forme en rapport avec la résultante des pressions

mutuelles exercées. Il apparaît toujours dans la blastule une cavité de segmentation, quelquefois de très bonne heure, au stade à 8 cellules.

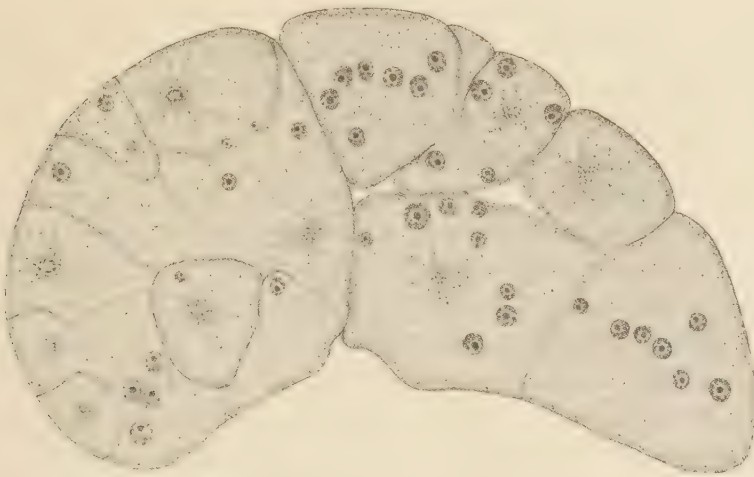


FIG. XLIX. Les cellules supérieures plus petites devancent toujours dans la division les cellules inférieures plus grandes. Apparition de la cavité de segmentation. $\times 172$.

ordinairement beaucoup plus tard, au stade à 24 cellules environ. Cette cavité peut être unique ou formée de plusieurs petites cavités, elle présente le plus souvent une forme irrégulière.

A ce stade apparaissent les premières cellules endodermiques, par mitose transversale des blastomères, sous forme de *délamination multipolaire*. Le résultat de ce processus, c'est la formation d'une masse solide de cellules ressemblant à une *planula*, puisque la cavité de segmentation de la *blastule* est comblée, petit à petit, par de nouvelles cellules endodermiques qui se détachent et se multiplient.

Je décrirai le deuxième mode de segmentation de l'œuf dans le chapitre suivant, à propos du développement de l'œuf *polyspermique* de *T. mesembryanthemum*, chez lequel il existe ce seul mode de segmentation.

Le développement ultérieur de l'embryon s'observe par la disparition progressive des pseudocellules de la couche cellulaire extérieure, de sorte qu'elles paraissent augmenter de nombre dans les cellules endodermiques. Les cellules de la couche extérieure se divisent rapidement, perdent leur taille, deviennent cylindriques, avec protoplasme à grains fins, se réunissent en un épithélium régulier plus sombre. C'est alors un ectoderme différencié et l'embryon mérite le nom de *planula*, stade auquel il arrive tardivement, grâce à une régulation lente et progressive. Les cellules ectodermiques montrent aussi des mitoses transversales, de sorte qu'il se forme, non seulement des cellules périphériques, mais encore des cellules profondes ou interstitielles. Ainsi prend naissance l'ectoderme, à plusieurs couches de cellules développées inégalement : au milieu, du côté convexe ou oral, une petite région où se formera plus tard la bouche, remarquable par l'absence de couche de cellules interstitielles ; sur le milieu, du côté concave, ou aboral, une région de cellules cylindriques plus hautes qui se différencie déjà en cellules glandulaires et qui deviendra la *zone de fixation* du futur polype. La *mésoglée* fait son apparition à ce stade. Les mêmes raisons, qui m'ont fait admettre pour la mésoglée une origine endodermique chez la *Myriothèle*, sont valables chez la *Tubulaire*. Dès lors, la limite entre les cellules interstitielles et les cellules endodermiques qui était inégale devient nette et l'on distingue très bien, d'un côté, les cellules ectodermiques et les cellules interstitielles formant une bordure sombre, tandis que, de l'autre côté, les cellules endodermiques ont un aspect clair. L'ectoderme donne naissance aux cellules nerveuses et aux cellules épithélio-musculaires dont la partie basale élargie forme la fibre musculaire. Les cellules interstitielles, en se multipliant activement, forment le matériel aux dépens duquel se différencient les cellules urticantes.

A partir de ce stade, l'embryon s'allonge, les deux extrémités consti-

tuent les rudiments des deux premiers tentacules. Quelquefois un tentacule seulement commence à se développer, l'autre se forme un peu plus tard. Le côté oral qui était convexe s'étire de plus en plus ; le côté aboral qui était concave s'arrondit d'abord, puis s'étire en sens inverse. En même temps, la cavité gastro-vasculaire fait son apparition dans l'embryon. En plusieurs endroits, les cellules centrales dégénèrent, tandis que les cellules endodermiques, placées contre la mésoglée, s'allongent, deviennent cylindriques et s'ordonnent en un épithélium endodermique régulier. Il se forme ainsi de nombreuses petites cavités qui se réunissent de proche en proche pour donner la cavité gastro-vasculaire de l'animal.

Dans le plan transversal, déterminé par l'apparition des deux premiers tentacules formés, prennent naissance, le plus souvent, 4 autres tentacules, de façon que, normalement, l'embryon est pourvu de 6 tentacules. Immédiatement au-dessous d'eux un étranglement annulaire se produit, divisant le corps de l'embryon et la cavité gastro-vasculaire en une partie antérieure et une partie postérieure, communiquant par un canal gastro-vasculaire. Les tentacules, d'abord incurvés vers le bas comme autant de pieds, deviennent horizontaux puis se redressent vers le haut. La partie antérieure du corps s'allonge encore en *hypostome* au centre duquel apparaît la bouche, par écartement des cellules ectodermiques, très basses à ce niveau. Autour de la bouche se différencient par évagination pleine, intéressant les deux feuillets, 4 tentacules buccaux. L'embryon est à ce moment au stade *actinula*. Il peut se déplacer dans la cavité de la cloche, mais son grand axe est toujours parallèle au spadice, de sorte que la bouche est tournée vers l'ouverture apicale du gonophore.

L'actinule va maintenant effectuer sa sortie du gonophore par cette ouverture et devenir libre à l'extérieur. L'ouverture du gonophore permet d'abord seulement le passage du manubrium fortement étiré. Peu à peu, grâce à des mouvements de contraction et de dilatation du spadice, l'actinule agrandit son ouverture dans des proportions assez considérables. Finalement le manubrium se rétracte tout entier, dans l'intérieur de la cavité du gonophore et l'ouverture est ainsi complètement libre : l'actinule engage d'abord un bras, puis plusieurs bras à travers l'ouverture, puis enfin le corps tout entier passe et ainsi elle devient libre à l'extérieur. Elle ne tarde pas à se fixer à un support par la partie glandulaire aborale, grâce au mucus sécrété par ses cellules. L'actinule est devenue jeune polype.

§ II. — Historique et Critique

De tous les nombreux observateurs qui ont étudié la segmentation de la *Tubulaire* aucun n'a vu le premier fuseau de segmentation.

CIAMICIAN (1879) a le premier décrit consciencieusement le développement de l'œuf de *T. mesembryanthemum*, mais il n'a reconnu que le premier mode de segmentation. Il distingue, après la maturation, une partie de l'œuf légèrement conique, à l'endroit d'expulsion des globules polaires ; il se montre à cet endroit le premier sillon qui sépare l'œuf en deux moitiés ; avant la séparation complète, un deuxième sillon apparaît perpendiculaire au premier. Après la deuxième division équatoriale, la segmentation est déjà inégale. Elle donne deux petites cellules supérieures et deux grosses inférieures. Les deux petites cellules se divisent très activement et finissent par entourer, peu à peu, les grandes qui deviennent ainsi cellules endodermiques, c'est donc une formation endodermique par *épibolie*. Il n'en est pas ainsi. D'ailleurs, KLEINENBERG et BALFOUR (1880) n'ont pas trouvé de gastrula épibolique et METSCHNIKOFF, HAMANN et CONN (1882) sont de leur avis. METSCHNIKOFF trouve chez la *Tubulaire* une segmentation « *quasi-régulière* ». Pour HAMANN, la segmentation est totalement égale : il y a d'abord bipartition de l'œuf, puis quadri-partition et ainsi de suite, enfin un amas de cellules semblables, sans cavité à l'intérieur. CONN (1882) voit une segmentation non parfaitement régulière avec quelquefois des apparences ressemblant à un gastrula épibolique mais cette ressemblance n'est que superficielle et due à des difficultés d'observation.

La formation de l'endoderme par *épibolie*, de CIAMICIAN, n'a pas lieu ; les petits blastomères provenant de la division des deux petites cellules supérieures entourent de plus en plus les deux grosses cellules inférieures mais ces deux grosses cellules inférieures se divisent, elles aussi, dans le sens longitudinal, de sorte que les produits de leur division deviennent aussi de gros blastomères extérieurs qui, par des divisions ultérieures, régularisent leur taille, et leur enveloppement n'a pas lieu.

Comme je l'ai déjà dit, CIAMICIAN décrit le développement de l'*œuf géant* puisqu'il voit *plusieurs actinules* quitter le gonophore en même temps. Dans le gonophore normal il y a, à chaque génération, un seul œuf formé, c'est-à-dire une seule actinule expulsée. D'autre part, le gonophore normal comprend au moins trois ou quatre générations d'œufs à des

stades très différents, tandis que le gonophore à œufs géants comprend au maximum deux générations d'œufs géants, chaque œuf se découpant en deux ou trois œufs secondaires. Donc chaque génération d'œufs géants est formée de plusieurs embryons au même stade. Ce sont, évidemment, les *actinules* que CIAMICIAN dessine planche XVIII, figure 22, et dont il décrit l'évacuation du gonophore au même moment. Sa phrase « le développement d'une deuxième génération dans le même gonophore pendant les mois d'été est très vraisemblable » peut alors s'expliquer.

BRAUER (A.) (1891) distingue les deux modes de segmentation de la *Tubulaire* et fait remarquer, avec juste raison, qu'il est impossible de donner une description précise de la segmentation. Pour lui la segmentation aboutit à la formation d'un massif de cellules dans lequel apparaît une petite cavité de segmentation qui peut être réduite à de petits espaces entre les cellules et qui peut, parfois même, faire entièrement défaut. Cette réduction jusqu'à 0 de la cavité de segmentation, qui peut être interprétée comme une tendance à une *abréviation* dans ce stade de développement, est certainement due à ce que le développement de l'œuf a lieu à l'intérieur d'un gonophore fermé, sous l'effet de pressions multiples dans des sens différents. Je pense, avec BRAUER, CLAUSS (1882), HAMANN (1883), MEREJKOWSKY (1883), GERD (1892), HAEKER (1892), BUNTING (1894), MÖRGENSTERN (1901), WULFERT (1902), TANNREUTER (1908) HARGITT (1909), qu'il y a toujours formation d'une cavité de segmentation et nous considérons ainsi avoir affaire à une blastule qui représente la fin de la segmentation.

Pour d'autres auteurs, la solide masse de cellules ne présente jamais de cavité de segmentation et représente une vraie morule : CONN (1882), ALLEN (1900), HARM (1902), HARGITT (1904), STSCHEKANOWZEW (1906), BROKS et RITTENHOUSE (1904).

BRAUER a parfaitement reconnu le processus décrit par METSCHNIKOFF (1886) de délamination primaire du genre multipolaire, par lequel la cavité de segmentation se remplit entièrement de cellules provenant de la division des blastomères et constituant l'endoderme, tandis que les cellules extérieures forment l'ectoderme. Dès ce moment la planule est formée.

SCHNEIDER (K.) (1902) ne donne qu'un résumé beaucoup trop simple du développement de l'œuf de la *Tubulaire*. Il ne mentionne pas les divers modes de segmentation plus ou moins irrégulière qu'on y rencontre le plus souvent, de sorte que, pour lui, la segmentation paraît être normale

et régulière au lieu de s'effectuer, comme le dit PÉREZ (1913), suivant « un processus de clivage tout à fait anarchique ».

HARGITT (G.-T.) (1909) donne une description très consciencieuse du développement de l'œuf de *Tubularia crocea* ; malheureusement, il s'arrête au stade où la blastule remplit sa cavité de segmentation de cellules endodermiques, c'est-à-dire à la *planule*.

La division des noyaux dans les premiers stades de clivage peut être aussitôt suivie par la segmentation de l'œuf, mais le plus souvent la division du cytoplasme traîne paresseusement après celle du noyau et, dit-il, ce retard est quelquefois si grand que la division cytoplasmique ne commence pas avant qu'un certain nombre de noyaux soient déjà formés. Il reconnaît donc les deux modes de clivage. Le premier plan de segmentation peut donner le plus souvent des blastomères égaux ou inégaux, le deuxième peut donner des blastomères très inégaux et à partir de ce moment l'inégalité des blastomères est la règle.

ALLEN (1900), chez *T. crocea*, HARGITT (C.-W.) (1904), chez *T. mesembryanthemum*, HICKSON (1888, 1890, 1894) chez les *Hydrocorallines*, et HILL (1905), chez *Alcyonium*, pensent que les premiers noyaux de segmentation apparaissent comme de petites masses nucléaires réorganisées, après fragmentation et éparpillement dans le cytoplasme de la vésicule germinative de l'œuf en maturation. Les premières mitoses apparaissent quand quatre noyaux sont ainsi réorganisés. HARGITT (G.-T.), chez *Pennaria* et *T. crocea*, a montré qu'il n'y avait jamais fragmentation du noyau de l'œuf et que fuseaux de maturation, noyaux germinatifs et premiers noyaux de segmentation proviennent de divisions par mitose.

PÉREZ (Ch.) (1913) donne des détails intéressants sur l'allure générale de la segmentation chez *T. indivisa*. Il décrit les mitoses de segmentation et la fréquence des anomalies caryocinétiques, mais il n'observe ni la première mitose de segmentation ni la formation des premiers blastomères.

§ III. — Conclusion

La fécondation de l'œuf étant opérée, le synkaryon, s'il est central, gagne la périphérie de l'œuf. La fécondation se produit quelquefois à la périphérie, le spermatozoïde pénétrant au voisinage du lieu d'expulsion des globules polaires. Le premier fuseau de segmentation s'organise par division du spermocentre et écartement de deux centrosomes filles. Ce

fuseau est parallèle à la tangente au point le plus rapproché de l'œuf qui s'enfonce, formant un large *sillon*, ébauche du premier plan de clivage. La segmentation est *totale, inégale*, et le plus souvent *irrégulière*. Elle présente, en général, deux modes qui sont les extrêmes d'une série présentant tous les stades intermédiaires : 1° chaque division du noyau est suivie d'une division du cytoplasme ; 2° les noyaux se multiplient d'abord, puis apparaît une segmentation cytoplasmique progressive qui commence au pôle animal et se poursuit progressivement vers le pôle opposé. L'irrégularité dans la segmentation tient surtout à ce que le développement a lieu à l'intérieur d'un gonophore fermé.

Il se forme ainsi une *blastula* qui possède une cavité de segmentation plus ou moins bien définie et qui peut être réduite à de petits espaces entre les blastomères qui, par pression, peuvent eux-mêmes disparaître.

La formation des cellules endodermiques a lieu par division transversale des blastomères. Cette formation se fait d'une façon multipolaire. Ainsi la cavité de segmentation est remplie par une masse de cellules représentant l'endoderme primaire, les blastomères représentant l'ectoderme primaire. Ce stade correspond à la planule auquel l'embryon arrive, grâce à une *régulation lente et progressive*.

L'ectoderme se régularise en un épithélium régulier plus sombre et par division transversale de ses cellules se forme l'ectoderme à plusieurs couches : couche périphérique et couche profonde. A ce stade la mésoglée apparaît, formée aux dépens de l'endoderme. Puis l'embryon s'allonge transversalement, formant les deux premiers tentacules, ensuite il s'étire longitudinalement et forme la première ébauche de la région buccale et de la région glandulaire postérieure de fixation. La cavité gastro-vasculaire se forme par dégénérescence des cellules endodermiques formant de petites cavités qui se réunissent. Un cercle de 6 tentacules se forme dans le plan équatorial, délimité par les deux premiers, et d'abord incurvés vers le bas se redressent.

La partie antérieure du corps s'allonge et à son centre apparaît la bouche, par écartement des cellules ectodermiques et endodermique. Autour d'elle se forment 4 petits tentacules. L'embryon est au stade *actinule* et va être expulsé du gonophore en passant par son ouverture apicale. L'actinule nage quelque temps jusqu'à ce qu'elle ait trouvé un support pour se fixer par sa partie glandulaire postérieure. Elle est devenue jeune polype.

CHAPITRE XVI

L'ŒUF GÉANT DE *TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM* ALLM.

J'ai distingué, dans l'étude du gonophore femelle de la *Tubulaire*, deux espèces de gonophores, les petits et les grands, avec toutes les tailles intermédiaires. Les petits gonophores femelles contiennent l'œuf normal dont j'ai déjà décrit l'évolution. Les grands gonophores contiennent l'*œuf géant*. La différence de taille qui caractérise ces deux espèces de gonophores est surtout frappante à l'état jeune. Plus tard, lorsque le petit gonophore vieillit, il acquiert une taille sensiblement égale à celle de l'autre. C'est qu'en effet le petit gonophore a une évolution beaucoup plus longue qui lui permet, lorsqu'il a épuisé toute sa réserve de cellules génitales, d'avoir quatre générations d'œufs (fig. 26, pl. IV). Ce gonophore est de taille relativement considérable, malgré qu'il ne contienne que des œufs normaux aux divers stades de l'évolution. Nous y voyons, en effet, une actinule complètement développée, qui sera bientôt mise en liberté, une planule ayant différencié sa cavité gastro-vasculaire, un œuf au premier stade de la segmentation et enfin un œuf qui va être fécondé. La réserve de ses cellules génitales est épuisée et lorsque tous les embryons auront atteint le stade actinule et auront été mis en liberté, le gonophore se flétrira et tombera. Dans un gonophore à *œuf géant*, nous trouverons, au contraire, au maximum deux générations d'embryons, mais ici chaque génération donne un œuf géant qui se découpe en deux ou trois *œufs secondaires* qui donnent chacun, par un procédé spécial, un embryon. La caractéristique du grand gonophore est donc de présenter à l'inverse du petit gonophore une ou deux générations de deux ou trois œufs chacune. Ces deux ou trois œufs de chaque génération étant au même stade de développement, ou à des stades excessivement rapprochés. En définitive, le grand gonophore, qui a atteint sa taille adulte, contient le plus souvent quatre embryons en moyenne, comme le petit gonophore devenu vieux. Leur taille, très différente dans leur jeunesse, devient donc égale à leur déclin.

La formation de l'œuf géant aura lieu suivant deux modes différents, comme pour l'œuf normal. L'œuf géant aura pour point de départ un ou plusieurs ovocytes.

a) Premier mode de formation de l'œuf géant

La cellule initiale est un ovocyte privilégié. — De très bonne heure, dans la zone apicale du gonophore, on voit un ovocyte, en contact direct avec l'endoderme gastrique, augmenter de volume, par *accroissement propre* et changement de structure de son cytoplasme. Tous les phénomènes décrits dans la formation de l'œuf normal se passent ici. Le noyau grossit beaucoup et change de structure et de situation : la tache germinative devient achromatique et passe dans le cytoplasme, sa chromatine s'éparpillant dans le noyau qui devient périphérique.

L'œuf alors se fusionne avec les ovocytes voisins, dont les noyaux dégénèrent très vite, réduits à l'état de granulations basophiles du cytoplasme. La fusion s'étend autour du spadice qui est entouré complètement. Dès lors, la dégénérescence des noyaux est



FIG. I. Coupe de gonophore femelle ayant 2 générations d'œufs, dont un *œuf géant* qui vient d'être formé et qui présente un sillon médian qui le partagera en 2 *œufs secondaires*. $\times 172$.

moins rapide et moins complète ; ils forment les pseudocellules (fig. I). On n'observe jamais, autour d'eux d'écorce cytoplasmique, de sorte que ce sont bien des noyaux et non des cellules. Les derniers ovocytes forment à l'œuf une calotte allongée, appliquée contre l'épithélium sus-ombrelle. Avant que cette calotte d'ovocytes soit fusionnée, on voit apparaître (fig. I) un *sillon* qui s'approfondira de plus en plus et finira par diviser totalement l'*œuf géant* en deux œufs plus petits que j'appellerai *œufs secondaires*. Quelquefois, au lieu d'un sillon, il en apparaît deux qui forment trois œufs secondaires (fig. II). C'est le maximum d'œufs secondaires que j'ai observés, provenant de la division d'un œuf géant. Dans ce même gonophore (fig. I), il y a une deuxième génération d'œufs géants au stade d'œufs venant d'être

fécondés. Cette génération se compose aussi de deux œufs secondaires dont un seul est visible sur la coupe.

b) Deuxième mode de formation de l'œuf géant

Par aires plasmodiales. — Ce mode de formation se rencontre le plus souvent. Il est facile, en effet, de voir contre l'endoderme gastrique plusieurs ovocytes séparés qui augmentent considérablement de volume



FIG. LI. Formation de l'œuf géant par aires plasmodiales. $\times 220$.

(fig. LI) et forment des aires bien délimitées sans trace de noyaux en karyorhexis, ce qui fait supposer que l'accroissement de l'aire est dû à une *vacuolisation propre* de l'ovocyte. Dans chaque aire un noyau d'ovocyte qui ne change presque pas d'aspect. Chaque aire plasmodiale s'accroît, par fusion des ovocytes voisins, dont les noyaux dégénèrent d'abord complètement, puis au fur et à mesure de la croissance des aires, ils dégénèrent de moins en moins et ainsi se montrent

plus nombreux. De nouvelles aires se forment contre la mésoglée recouvrant complètement le spadice, mais toujours bien délimitées. Ce sont, très certainement, ces aires plasmodiales que CIAMICIAN a pris pour des œufs. Comme je l'ai déjà dit, CIAMICIAN a étudié l'œuf géant de *T. mesembrythemum*, mais n'a pas compris la formation de l'œuf. Quand il dit que 7 ou 8 œufs se développent en même temps dans le gonophore, ce sont évidemment les aires plasmodiales qu'il voit grossir. Cependant, il est inadmissible qu'il n'ait pas vu ces aires plasmodiales se fusionner pour

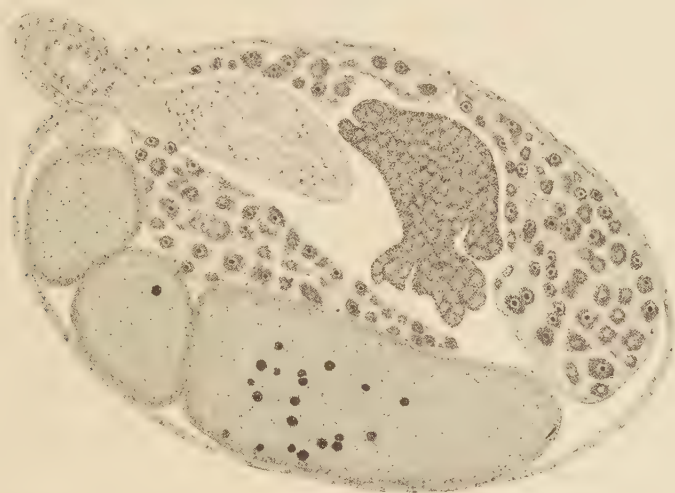


FIG. LII. Trois œufs secondaires provenant de la division d'un œuf géant coupé par 2 sillons. $\times 110$.

donner l'œuf unique qui est l'œuf géant. Dans cet œuf géant apparaissent ensuite un ou deux sillons transversaux qui s'approfondissent et le découpent en 2 ou 3 œufs secondaires, absolument comme dans le premier mode de formation de l'œuf.

CHAPITRE XVII

MATURATION DE L'ŒUF SECONDAIRE

§ I. — Recherches personnelles

Nous avons vu, dans les premiers stades de la formation de l'œuf géant, que les noyaux des premiers ovocytes fusionnés dégénéraient immédiatement par karyorhexis et se réduisaient en granulations excessive-

ment fines, de sorte que cette dégénérescence avait pu passer inaperçue à beaucoup d'auteurs qui avaient cru à un accroissement propre de l'ovocyte privilégié. Mais, au fur et à mesure de sa croissance la dégénérescence des noyaux des ovocytes englobés ou pseudocellules, devient de moins en moins profonde de sorte qu'on assiste à tous les stades de transformation des pseudocellules avant leur disparition. Enfin les noyaux des derniers ovocytes englobés dégénèrent très peu, et on peut dire conservent leur vitalité presque entière, puisqu'ils vont devenir noyaux de l'œuf. Une de ces pseudocellules, contenue dans l'intérieur d'un œuf complètement formé, mais non mûr, est représentée figure 38, planche IV. On y reconnaît très bien la vésicule germinative de l'ovocyte avec sa grosse tache germinative. Cependant cette tache germinative est devenue achromatique, sa chromatine massive s'étant découpée en de nombreux blocs irréguliers, de taille semblable, qui se sont disséminés sur le réticulum plasmatique et à la partie interne de la membrane nucléaire. Ce qui prouve bien que cette pseudocellule n'est pas le cadavre de la vésicule germinative de l'ovocyte, c'est que le centrosome a fait son apparition ; le centriole n'a pas pu être mis en évidence, mais l'aster est formé de rayons très nombreux et très puissants. Il est sûr que l'apparition du centre dynamique de cette pseudocellule est le précurseur d'une prochaine mitose que nous considérons comme une mitose de réduction, ainsi que nous allons essayer de le démontrer.

Chaque œuf secondaire renferme plusieurs noyaux ; celui représenté par la figure LIII renferme 10 noyaux. Il y a d'abord le *noyau normal*, qui est le noyau de l'ovocyte privilégié, il est toujours situé à la périphérie de l'œuf et peut quelquefois passer inaperçu ; en effet, sa structure ne tranche guère sur celle du cytoplasme environnant. Il est dépourvu de tache germinative qui a disparu dès la formation de l'œuf. Le réseau plasmatique à mailles très serrées devient très fin et les blocs chromatiques se pulvérisent, de sorte que le noyau de l'œuf en formation est seulement de teinte un peu plus foncée que le cytoplasme germinatif qui l'entoure et se confond insensiblement avec les travées des alvéoles. Les 9 autres noyaux de l'œuf, qui sont des *pseudocellules*, sont répandus dans toute l'étendue de l'œuf, assez uniformément distribués, soit à la périphérie, soit au centre de l'œuf.

Tous ces noyaux vont d'abord nous montrer les phénomènes de préparation à la maturation. D'abord, le noyau normal représenté figure 39, planche IV, entouré d'un cytoplasme à granulations très fines, très

condensées et qui, à distance, se continue par un réseau à alvéoles de plus en plus grandes. Dans ce cytoplasme germinatif, aucun grain fortement



FIG. LIII. Œuf secondaire possédant 10 noyaux qui font synchroniquement leurs mitoses de réduction (4 périphériques, 6 centraux). $\times 240$.

coloré pouvant être considéré comme centriole. La membrane du noyau est intacte et la chromatine se dispose en filaments moniliformes qui

s'entrecroisent, plus condensés et plus colorés au pôle qui avoisine la périphérie de l'œuf. Au stade suivant (fig. 31, pl. IV), la membrane du noyau a disparu comme si elle avait été digérée. Le suc nucléaire, passé dans le cytoplasme ambiant l'a fortement coloré. La chromatine non employée dans la formation du spirème forme dans le cytoplasme des granulations plus colorées ; pas d'aster, ni de centriole. Le spirème s'est épaissi et découpé en 16 tronçons égaux en forme de V ; ce sont les 16 *chromosomes monovalents* qui vont, en s'appliquant deux à deux, donner les 8 *tétrades* ou *chromosomes bivalents*.

Les 9 autres noyaux de l'œuf que j'appelle *noyaux secondaires*, considérés comme *pseudocellules*, vont se préparer à la maturation et prendre le même aspect que la pseudocellule représentée figure 38, planche IV. Pour cela la tache germinative va disperser sa chromatine en grains fins dans le noyau, puis disparaître dans le cytoplasme. Le centrosome, avec son puissant aster, se montrera à un pôle et la membrane du noyau disparaissant, le spirème se formera aux dépens de la chromatine et du réseau plasmatique.

BRAUER (A.) (1891) signale, comme phénomène anormal dans l'œuf complètement développé, mais non mûr de *T. mesembryanthemum*, la présence de deux *vésicules germinatives* situées à la périphérie de l'œuf et appliquées l'une contre l'autre (fig. 8, pl. XXXIII). Il a, dit-il, observé ce phénomène une seule fois, en même temps que quelques cas de *polyspermie*. Les deux noyaux sont, à n'en pas douter, deux vésicules germinatives et non le pronucléus mâle et le pronucléus femelle. Ils ne peuvent, non plus, être deux noyaux de segmentation, car ils ont même taille et même structure que les autres vésicules germinatives, sont situés à la périphérie de l'œuf et dépourvus de toute irradiation. Pour BRAUER, ce cas paraît intéressant, parce que, par suite de la migration de ces deux noyaux vers le même point, on peut se rendre compte de la détermination précoce du pôle d'expulsion des globules polaires. A mon sens, ce cas est très intéressant parce qu'il prouve que chez *T. mesembryanthemum* l'œuf peut avoir deux noyaux et par conséquent être cellule *polyénergide*. D'ailleurs, ces deux noyaux appliqués ainsi contre l'autre à la périphérie vont faire leur réduction chromatique, puis se fusionneront pour donner un pronucléus femelle polyénergide, comme nous le décrirons un peu plus loin.

a) EXPULSION DU PREMIER GLOBULE POLAIRE

Nous devons considérer trois cas : 1^o l'expulsion du premier globule polaire du *noyau normal* de l'œuf ; 2^o l'expulsion du premier globule polaire des *noyaux secondaires périphériques* de l'œuf ; 3^o l'expulsion du premier globule polaire des *noyaux secondaires centraux*.

1^o *Expulsion du premier globule polaire du noyau normal de l'œuf.*

Ce cas représenté par les figures 32 et 33, planche IV, a été décrit dans la maturation de l'œuf normal. Nous ajouterons seulement que, en règle générale, chez la *Tubulaire*, le premier fuseau de maturation pour le noyau normal et les noyaux secondaires périphériques est toujours parallèle à la tangente, au point de la périphérie de l'œuf la plus rapprochée, tandis que le deuxième fuseau de maturation est perpendiculaire à la direction du premier, c'est-à-dire radiaire.

2^o *Expulsion du premier globule polaire des noyaux secondaires périphériques.*

Ce cas est représenté dans la figure d'ensemble LIII et dans les deux figures de détail 42 et 43, planche V, qui sont la représentation des deux coupes successives intéressant le premier fuseau de maturation d'un noyau secondaire périphérique. L'axe de ce fuseau est à direction presque tangentielle. Un seul centriole est visible (fig. 43, pl. V), pas de zone médullaire, ni de zone corticale, mais les rayons des deux asters sont très longs, très nombreux dans le cytoplasme finement granuleux qui entoure cette mitose. Le fuseau est impossible à distinguer ; toute la place qu'il devrait occuper est remplie par un *magma chromatique* présentant une surface externe toute boursouflée par de nombreux mamelons de différentes tailles et une partie centrale, sous forme de bande médiane longitudinale, un peu plus claire. Ce magma chromatique en un seul bloc est formé, très probablement, par l'*agglutination des chromosomes*. Il faut admettre que lors de l'incorporation des ovocytes pour former l'œuf, ovocytes dont les noyaux deviennent pseudocellules, ces pseudocellules, même lorsqu'elles subissent peu de transformations, montrent tout de même un commencement de dégénérescence qui amène des altérations de processus nucléaires, c'est pourquoi, dans toutes les mitoses de noyaux secondaires, les chromosomes ne montreront jamais une indépendance complète, mais se présenteront en masses plus ou moins nombreuses et plus ou moins agglutinées. Cependant, la vie du noyau n'en sera pas très

affectée, puisque tous les phénomènes principaux dont il est le siège n'en continueront pas moins à se dérouler.

VLÈS et DRAGOIU (1921), dans une division cellulaire, bloquent la division externe du cytoplasme en lui opposant une certaine pression osmotique dans les conditions isoélectrolytiques. Les phénomènes nucléaires, malgré ce blocage, n'en continuent pas moins leur évolution un certain temps. Puis, soit que le blocage du cytoplasme retentisse indirectement sur le noyau, soit que la diffusion de certaines substances, par excès de pression, modifie certains composants du noyau, on voit les chromosomes perdre de plus en plus leur indépendance et s'agglutiner, figeant l'appareil chromatique au stade où il a été surpris. En même temps, les asters se concentrent et s'effacent autour du paquet chromatique unique, formé par les chromosomes rassemblés et fusionnés. Ainsi VLÈS et DRAGOIU ont montré que, par un excès de pression osmotique, pendant un temps plus ou moins court, on bloque le travail de segmentation cytoplasmique et, par un excès plus fort, mais moins direct, on bloque le travail de division nucléaire. Dans tous les cas, ils obtiennent les mêmes altérations nucléaires que celles que nous observons dans les fuseaux de maturation du globule polaire des *noyaux secondaires* de *T. mesembryanthemum*.

La masse chromatique, formée par l'*agglutination* des chromosomes, et qui occupe la place du fuseau (fig. 42, pl. V), va se diviser en deux gros blocs, à peu près égaux. La rotation de 90° du grand axe du fuseau se produira de façon à donner à celui-ci une direction radiaire. A ce moment la surface voisine de l'œuf se soulève en une petite évagination dans laquelle s'engage l'appareil centrosomien le plus voisin et une des deux masses chromatiques. Cette évagination, ayant atteint sa taille maxima, se pédiculise à sa base, se sépare de l'œuf et devient le premier globule polaire d'un noyau secondaire périphérique de l'œuf.

3° *Expulsion du premier globule polaire des noyaux secondaires centraux.*

Il y a 6 noyaux secondaires centraux dans l'œuf représenté figure LIII. Un seul de ces noyaux a sa mitose de réduction représentée en détail (fig. 44 et 45, pl. V). Dans ce cas particulier, pouvons-nous parler d'expulsion de globule polaire ? Evidemment non, nous pouvons seulement parler de mitose de réduction. Nous constatons, en effet, dans un même œuf et au même moment dans la figure LIII, le fuseau classique de maturation, puis extérieurement 3 autres fuseaux de maturation à chromo-

somes agglutinés, avec expulsion de globules polaires visibles. Devons-nous interpréter les mitoses centrales comme mitoses de segmentation ou bien devons-nous les interpréter comme mitose de réduction ? Il me semble que la réponse ne peut être douteuse. Il ne peut y avoir dans un même œuf des noyaux faisant leur réduction chromatique pendant que d'autres se segmentent. Les noyaux secondaires centraux font leur réduction chromatique et ainsi nous pouvons dire que tous les noyaux de l'œuf font synchroniquement leur réduction chromatique. Cependant quelques-uns (fig. 42, 43, pl. V) sont au stade du premier fuseau de maturation, tandis que d'autres (fig. 40, 41, 46, 47, 48, 49, 50, pl. V) sont au stade du deuxième fuseau de maturation. Dans toutes ces mitoses de réduction centrales, les asters sont le plus souvent bien développés, sauf dans la mitose de la figure 44 et 45, planche V, où les rayons sont complètement absents, mais où les centrioles sont très visibles et le fuseau très large, à la forme de deux cônes appliqués par leur large base. Les chromosomes sont le plus souvent *agglutinés* en une seule masse, cependant ils peuvent quelquefois former autant de masses séparées qu'il y a de chromosomes, de sorte que la dégénérescence de la chromatine serait très légère. A la métaphase, la chromatine se divise en deux masses à peu près égales qui cheminent, à l'anaphase, vers leur centrosome respectif. Y a-t-il réduction chromatique dans les noyaux filles ? C'est probable, puisqu'ils deviendront des pronucléi. Dans tous les cas un des noyaux filles n'est pas expulsé comme dans les globules polaires. Peut-être dégénère-t-il ? Mais on n'en comprendrait pas très bien la raison puisque FRANCOTTE (1898) a pu féconder les globules polaires expulsés. Il est donc permis de penser que les noyaux filles provenant de la mitose de réduction des noyaux secondaires centraux deviennent tous des pronucléi femelles.

Les beaux travaux de SYLVESTRI (1906, 1915, 1921) sur la biologie des *Hymenoptères* parasites (*Lithomastix truncatellus* Dalm., *Platygaster dryomyioe* Silv., et *Encyrtus Mayri Masi*) nous montrent que, chez tous les *Hymenoptères*, l'œuf donne un premier globule polaire qui, loin d'être expulsé, continue ses divisions dans l'œuf, donnant ainsi 3 ou 4 noyaux qui se fusionnent pour former le noyau polaire ou *noyau du trophamnios*.

DONCASTER (1914) trouve dans une espèce de *phalènes*, *Abraxas grossulariata*, que certains individus ont des œufs à 2 noyaux, chaque noyau forme ses globules polaires et chaque noyau réduit s'unit étroitement avec un noyau spermatique séparé.

LOEB (L.) (1903) observe, dans un œuf atrésique de *cobaye* divisé en plusieurs cellules inégales, une petite cellule centrale qui a son noyau en mitose avec fuseau dépourvu de rayons astériens et ayant les dimensions d'un fuseau polaire. C'est pourquoi NEWMAN (1913) interprète cette mitose centrale comme une mitose de globule polaire.

Enfin RUBASCHKIN (1906), d'après ses observations sur le *cobaye*, conclut que toutes les mitoses de l'œuf non fécondé sont plus ou moins des *mitoses de maturation anormales* et non des mitoses de segmentation.

b) EXPULSION DU DEUXIÈME GLOBULE POLAIRE

Comme pour l'expulsion du premier globule polaire, nous devons ici considérer trois cas : 1° l'expulsion du globule polaire du noyau normal de l'œuf ; 2° l'expulsion du deuxième globule polaire des noyaux secondaires périphériques ; 3° l'expulsion du deuxième globule polaire de noyaux secondaires centraux.

1° *Expulsion du deuxième globule polaire du noyau normal de l'œuf.*

Ce cas, représenté par les figures 40 et 41, planche V, a été décrit dans la maturation de l'œuf normal.

2° *Expulsion du deuxième globule polaire des noyaux secondaires périphériques.*

Ce cas est représenté dans la figure d'ensemble LIII et dans les figures de détail 46, 47, 48, 49, 50, planche V, qui sont les coupes successives de deux seconds fuseaux de maturation placés à très peu de distance l'un derrière l'autre. Le premier globule polaire expulsé de chaque noyau secondaire, se trouve figure 46 et figure 47, planche V ; leur chromatine est condensée dans chacun d'eux, en une seule masse ; dans l'un en forme d'U, dans l'autre sous forme cylindrique. Ceci indique que, dans les premiers fuseaux de maturation de ces noyaux, les chromosomes devaient être *agglutinés* en une masse unique qui s'est divisée en deux parties à peu près égales, à l'anaphase. La partie de la chromatine restée dans l'œuf s'est morcelée à l'équateur des deuxièmes fuseaux de maturation en blocs très inégaux, les uns très gros, les autres beaucoup plus petits. Donc, dans la maturation des noyaux secondaires périphériques, le premier fuseau serait caractérisé par l'*agglutination* des chromosomes, en une seule masse, à l'équateur du fuseau et les premiers globules polaires auraient toute leur chromatine concentrée en un *cylindre central*. Au contraire, le deuxième fuseau de maturation est caractérisé par le *morcellement*

du bloc chromatique en masses plus ou moins inégales, ayant quelquefois la structure et la forme des chromosomes vrais (fig. 46, pl. V).

Dans tous ces deuxième fuseaux de maturation, les centrosomes, avec centrosphères et centrioles, sont très nets, mais les fuseaux proprement dits en forme de tonnelets n'existent pas.

3^o *Expulsion du deuxième globule polaire des noyaux secondaires centraux.*

Dans ce cas, il est bien difficile de dire si une mitose centrale correspond à l'expulsion d'un premier ou d'un deuxième globule polaire. Cependant, si nous admettons la constatation certaine que nous venons de faire, dans le cas précédent, nous voyons dans la figure LIII trois mitoses centrales avec chromosomes agglutinés, en une seule masse équatoriale, et trois autres mitoses avec blocs chromatiques plus ou moins irréguliers, ressemblant quelquefois à des chromosomes. Les trois premières mitoses centrales seraient trois premiers fuseaux de maturation ; les trois autres trois deuxième fuseaux de maturation. Comme pour les mitoses des noyaux secondaires périphériques, les centrosomes avec leurs centrioles et leurs asters sont bien différenciés et très nets ; mais les fuseaux proprement dits sont mal formés.

En résumé, la figure LIII, qui est une figure d'ensemble dans laquelle ont été figurées toutes les mitoses rencontrées aux différents niveaux, est une figure très démonstrative. Elle nous montre, d'une part, la mitose classique de maturation, au stade du deuxième fuseau de maturation, avec le premier globule polaire déjà expulsé et divisé en deux globules polaires secondaires. Puis elle nous montre d'autres noyaux, au nombre de trois, qui ont pu, eux aussi, venir faire l'expulsion de leurs globules polaires à la périphérie : un de ces noyaux (fig. 42, pl. V ou fig. LIII) est au stade du premier fuseau de maturation, les deux autres (fig. LIII) (un seul est visible) (ou fig. 46, 47, 48, 49, 50, pl. V) sont au stade du deuxième fuseau de maturation, mais la chromatine est sous forme de blocs plus ou moins irréguliers au lieu d'être sous la forme de chromosomes bien définis.

Enfin cette figure nous montre deux noyaux centraux qui n'ont pas pu faire leur expulsion de globules polaires à la périphérie et qui ont fait des mitoses de réduction centrales. Il est impossible de considérer les noyaux secondaires centraux comme des noyaux de segmentation parce qu'ils ne sont pas situés à la périphérie de l'œuf. Pour des raisons qu'il est bien difficile de préciser, ces noyaux n'ont pas pu parcourir le chemin qui

les sépare du bord extérieur, où ils auraient pu faire leur réduction chromatique comme les autres, plus favorisés par leur situation. Ils n'en sont pas moins des noyaux de l'œuf qui, après réduction, deviennent pronucléi femelles.

L'œuf de la *Tubulaire* n'a donc pas valeur d'une cellule à un seul noyau ou *cellule monoénergide* ; il possède plusieurs noyaux, c'est une *cellule polyénergide*.

§ II. — Fuseaux de maturation polycentriques

J'ai souvent rencontré dans les mitoses de maturation des œufs secondaires polyspermiques provenant d'un œuf géant de *T. mesembryanthemum*, des *figures mitotiques multipolaires*, toujours tri ou tétracentriques (fig. 34, pl. IV).

a) HISTORIQUE

VAN DER STRICHT (1901), observe dans l'expulsion du globule polaire de l'œuf atrésique de la *chauve-souris*, des fuseaux de maturation tri ou tétra-polaires.

KOSTANECKI (1902) étudie les mitoses anormales pendant la formation des globules polaires dans les œufs fécondés de *Cerebratulus marginatus*. Dans ces œufs polyspermiques, il observe, dans la première mitose de maturation aussi bien que dans la deuxième, des mitoses multipolaires.

Presque tous les auteurs qui ont observé les mitoses multipolaires des figures de maturation sont enclins à les expliquer, par une division répétée des centrosomes et des asters des fuseaux de maturation, montrant d'après COE (1899) « une activité très anormale ».

DALCQ (1923) obtient des mitoses *multipolaires* en plongeant des œufs se préparant à la première mitose de maturation dans des solutions hypotoniques. D'après lui, elles apparaissent grâce au mécanisme suivant : la première mitose de maturation se produit sans division cytoplasmique, de sorte qu'il y a un ovocyte II qui a double assortiment de chromosomes puisque le globule polaire n'a pas été expulsé. Le deuxième fuseau de maturation se forme, ou bien les deux centrosomes se divisent également et ainsi il y a deux fuseaux distincts pouvant être parallèles, obliques ou perpendiculaires ; le plus fréquemment les quatre centrosomes filles entrent en *interaction mutuelle* pour constituer la mitose tétrapolaire. Quelquefois, seul, le centrosome le plus proche du centre

de l'œuf se divise, il se forme une figure tricentrique à sommet dirigé vers le pôle animal.

MORGAN (Th.) (1910) centrifuge des œufs de *Cerébratulus* qui se préparent à la première mitose de réduction. Il remarque que la figure de maturation la plus fréquente est la mitose tricentrique, dont le pôle unique est toujours orienté vers le pôle d'expulsion des globules polaires.

b) OPINION PERSONNELLE

Je pense, avec DALCQ, que les mitoses de réduction multipolaires se produisent très probablement par dédoublement d'un ou des deux centrosomes du premier fuseau de maturation, donnant des mitoses tri ou tétracentriques. Cependant, il n'est pas impossible, chez *T. mesembryanthemum*, que deux pseudocellules placées à la périphérie, côte à côte, ou bien le noyau vrai et une pseudocellule deviennent noyaux de l'œuf et fassent leur réduction chromatique en donnant deux fuseaux de maturation qui peuvent être à axes parallèles, obliques ou perpendiculaires l'un à l'autre. Je serais d'autant plus enclin à penser qu'il en est ainsi, que l'on reconnaît très bien (fig. 34, pl. IV), dans le fuseau radiaire, le deuxième fuseau de maturation avec son pôle apical tronqué, comme le fuseau classique représenté figure 40, planche V. De même, on reconnaît les chromosomes déjà sur la plaque équatoriale étirés sous forme de dyades. Au contraire, le fuseau perpendiculaire se reconnaît, comme un premier fuseau de maturation des noyaux secondaires périphériques. La direction de son grand axe est tangentielle et la chromatine n'est pas disposée en chromosomes, mais en blocs très irréguliers. On voit (fig. 34, pl. IV), au centre du système, l'élément chromatique signalé par DALCQ.

§ III. — Expulsion de globules polaires par amitose

J'ai pu observer quelquefois dans un même œuf secondaire en train de faire sa maturation, à côté d'expulsions de globules polaires normales, par mitose périphérique, des expulsions de globules polaires anormales, par amitose périphérique. La figure LIV est une coupe d'un œuf secondaire venant de faire sa maturation. Tous les noyaux qu'il contient y sont représentés à leur place véritable. On y voit le noyau normal ayant expulsé ses deux globules polaires et devenu pronucléus femelle. Son ovocentre a disparu. Au centre de nombreux pronucléi femelles pour la plupart

accolés les uns aux autres, dont quelques-uns possèdent encore des ovocentres très réduits et en train de disparaître. Enfin, à la partie inférieure, un certain nombre de pronuclei femelles qui viennent de faire leur maturation en expulsant les globules polaires par amitose.

Les figures 51 à 57, planche VI représentent les coupes successives intéressant toute cette région.

La figure 51, planche VI, nous montre la paroi du gonophore très amincie. L'œuf est dans la cavité de la cloche ; l'épithélium sous-ombrelle, qui le recouvre toujours avant sa maturation, ayant disparu. Dans la figure LIII l'œuf, étant encore en train d'effectuer sa réduction chromatique, n'est pas mûr et est par conséquent, encore enfermé dans l'épithélium sous-ombrelle. Dans la figure LIV la réduction chromatique est opérée, l'œuf a quitté le spadice pour tomber dans la cavité de la cloche. A la surface de l'œuf un cytoplasme à fins grains très condensés, formant une couche homogène plus sombre, se continue insensiblement par les travées des alvéoles plus éloignées. Dans ce cytoplasme périphérique quatre noyaux accolés deux à deux. Chacun d'eux possède une membrane nucléaire très nette, d'où part un réseau plasmatique serré sur lequel de nombreux petits grains chromatiques faiblement basophiles. Un certain nombre de ces grains chromatiques sont plus gros, très régulièrement disposés et nettement basophiles.

Dans la figure 52, planche VI, qui représente la coupe suivante, on voit les mêmes noyaux, mais un globule polaire vient d'être expulsé. Ce globule polaire a une forme complètement sphérique, il a 8 μ de diamètre, est formé d'une calotte de cytoplasme très homogène, entourant une masse centrale chromatique à contours onduleux. Cette masse chromatique centrale possède encore un filament chromatique qui était le filament d'union après étranglement avec la masse chromatique restée dans l'œuf. L'endroit où la coupure a eu lieu présente une petite masse chromatique aplatie. La séparation entre les deux masses chromatiques opérée, la masse chromatique restée dans l'œuf s'est divisée en grains de taille différente qui se sont disséminés également dans le noyau. Ce globule polaire a été expulsé par le noyau situé en face.

Dans la figure 53, planche VI, nouveau globule polaire expulsé par l'autre noyau. Il représente, semble-t-il, un stade d'expulsion un peu moins avancé que le stade précédent. Cette coupe ne passe pas par la partie médiane du globule polaire, représenté figure 54, planche VI, assez semblable au globule représenté figure 52, mais où le filament

d'union est absent. Ce filament (fig. 53, pl. VI), épanoui dans le noyau, sous forme d'un pinceau de fibres chromatiques, se rattache à la masse chromatique centrale du globule polaire qui fait une saillie à l'extérieur du globule par une partie épaissie et légèrement aplatie. Toute la chromatine du noyau, pendant les phénomènes de préparation à la maturation, paraît s'être concentrée en une seule sphère à son intérieur ; puis ce noyau a provoqué, à la surface de l'œuf, une évagination cytoplasmique qui a coiffé la partie périphérique du noyau. Ce noyau s'est étiré dans sa partie médiane, se renflant en boule à ses deux extrémités. Lorsque l'évagination cytoplasmique a été complète, l'étranglement s'est produit qui a partagé complètement le noyau en deux parties : l'une, restée dans le globule polaire, dont la chromatine est concentrée en une masse homogène, possédant un mince filament chromatique, seule manifestation de l'étirement ; l'autre, restée dans l'œuf, mais dont la chromatine se pulvérise immédiatement en grains nombreux de taille différente. Il persiste un certain temps dans ce noyau un pinceau de filaments chromatiques provenant de la partie médiane étirée du noyau primitif. Le globule polaire expulsé semble, d'après cela, être à peu près exclusivement constitué par le noyau, le cytoplasme de l'œuf formant seulement une mince calotte condensée à la surface. Ou bien, il faudrait supposer que le noyau tout entier est entré en *pynose* puis s'est allongé, renflé aux deux extrémités et s'est étranglé en son milieu. Alors, dans le globule polaire, le noyau serait représenté par la masse chromatique centrale, la partie claire qui l'entoure représentant le cytoplasme du globule polaire. Je crois qu'il est plus logique d'admettre la première hypothèse, malgré qu'il m'est impossible de voir la membrane nucléaire séparant le noyau proprement dit du cytoplasme du globule polaire. J'ai pu simplement constater une mince calotte extérieure à granules finement condensés qui doit représenter la zone cytoplasmique externe de l'œuf.

La figure 55, planche VI, nous montre un globule polaire, au stade où il commence son étirement. Un de ses bouts présente encore une petite plaque chromatique de séparation après étirement. La boule chromatique centrale s'est considérablement allongée et une de ses extrémités commence à se renfler en boule d'haltère, l'autre extrémité va en faire de même pendant que la partie centrale va diminuer beaucoup d'épaisseur, de manière à constituer un filament d'union qui s'étranglera, en même temps que le cytoplasme, pour donner deux globules polaires secondaires par amitose.

Dans la figure 56, planche VI, pas de globule polaire, mais dans le noyau une cloison de séparation indiquant nettement deux noyaux accolés. La figure 57, planche VI, est très intéressante parce qu'elle nous représente un stade beaucoup plus avancé que celui de la figure 55 planche VI, pour la formation des globules polaires secondaires.

Ici encore le noyau de l'œuf présente une cloison de séparation qui est la continuation de la cloison précédente. Le globule polaire n'est pas plus allongé que dans le stade de la figure 55, planche VI, mais la figure de l'haltère est plus nettement dessinée. L'on voit, en effet, deux grosses boules chromatiques, dont l'une est plus volumineuse que l'autre, réunies par une mince couche chromatique qui s'aminciera encore en filament. L'étranglement du globule polaire a commencé par une contraction annulaire du cytoplasme, peu accusée encore, qui divise le globule polaire primitif en deux globules polaires secondaires inégaux. D'ailleurs, il semble que les deux masses chromatiques internes, provenant de la division de la sphère chromatique primitive, soient aussi inégales. Le globule polaire donnerait donc ainsi naissance par étranglement, c'est-à-dire par amitose à deux globules polaires secondaires inégaux.

Donc, dans ce cas particulier, non seulement l'expulsion du globule polaire se fait par amitose, mais encore la division du globule polaire expulsé se fait aussi par le même processus.

Chaque noyau expulse-t-il deux globules polaires, comme dans le cas ordinaire ? Il est difficile de répondre d'une façon sûre à pareille question. Cependant, il me paraît très vraisemblable que, dans ce cas particulier, chaque noyau expulse un seul globule polaire, la réduction chromatique se produisant au moment de cette expulsion. D'ailleurs, dans les figures 51 à 57, planche VI, qui sont la représentation des coupes successives de la même région de l'œuf, le nombre de globules polaires expulsés correspond au nombre de noyaux visibles.

CHAPITRE XVIII

FÉCONDATION DE L'ŒUF SECONDAIRE

§ I. — Formation du pronucleus femelle polyénergide

Nous avons vu que, synchroniquement, tous les noyaux contenus dans l'œuf entrent, soit en mitose, soit en amitose, pour faire leur réduction chromatique. Parmi ces noyaux un seul provient de l'ovocyte privilégié qui a donné naissance à l'œuf, les autres sont formés par les noyaux les moins dégénérés des autres ovocytes qui se sont fusionnés avec l'ovocyte privilégié. La réduction chromatique opérée, la reconstitution de la chromatine des noyaux restés dans l'œuf s'opère, pour donner de nouveaux noyaux plus petits qui, au point de vue chromatique, ont valeur de demi-noyaux. Chacun de ces noyaux constitue un *pronucléus femelle monoénergide*, de dimensions égales, en moyenne, au pronucléus femelle représenté figure LIV. Il a environ $10\ \mu$ de diamètre. Nous trouvons ainsi à ce stade, dans le même œuf, 10 à 12 pronucléi femelles monoénergides, soit isolés, soit appliqués par deux ou quelquefois par trois. Le centrosome resté dans l'œuf, après l'expulsion du deuxième globule polaire, persiste encore quelque temps, puis les radiations astériennes diminuent de longueur, son centriole devient minuscule et finalement l'ovocentre disparaît. On en voit (fig LIV) un certain nombre qui persistent encore, mais sont de taille minime.

D'autre part, si nous examinons l'œuf à un stade un peu plus avancé (fig. 58, pl. VI), nous ne trouvons plus que 2 ou 3 pronucléi femelles au maximum, mais généralement dont l'un est de taille beaucoup plus considérable. Nous avons vu que le pronucléus femelle normal monoénergide avait un diamètre moyen de $10\ \mu$; le pronucléus femelle représenté figure 58, planche VI, a $50\ \mu$ de diamètre. Dans le même œuf se trouvent deux autres pronucléi dont l'un est le pronucléus femelle normal monoénergide, l'autre a $15\ \mu$ de diamètre. Par quel processus ont pris naissance ces gros noyaux ? Si nous examinons la figure LIV, nous voyons, à la partie inférieure, les noyaux qui ont fait leur réduction par amitose, se montrer accolés deux à deux (fig. 51, 52, 56, 57, pl. VI). La cloison de séparation va disparaître et bientôt les deux noyaux n'en feront plus



FIG. LIV. Œuf secondaire mûr expulsé dans la cavité ombrellaire. De nombreux pronucléi femelles s'appliquant l'un contre l'autre pour se fusionner. En bas globule polaire expulsé par amitose. $\times 300$.

qu'un seul. De même pour les noyaux centraux et les noyaux périphériques qui ont fait leur réduction chromatique par mitose. Seul, le pronucléus femelle provenant du noyau normal de l'œuf ne se fusionne pas.

Il est monoénergide. De la même façon, les pronucléi biénergides, provenant de la fusion de deux pronucléi monoénergides s'accolent l'un à l'autre et, par disparition de la cloison de séparation, donnent un pronucléus femelle tétraénergide. Le même phénomène peut se reproduire encore et c'est ainsi que nous avons ces gros pronucléi femelles polyénergides comme celui de la figure 58, planche VI. Toujours, on n'en trouve qu'un aussi volumineux dans l'œuf ; le plus souvent, on en trouve deux autres beaucoup plus petits. Le pronucléus femelle (fig. 58, pl. VI) présente encore dans plusieurs des coupes qui l'intéressent des fragments de cloisons de séparation, fixées à la partie interne de la membrane du noyau.

Le pronucléus femelle polyénergide, comme d'ailleurs le pronucléus femelle monoénergide, présente une structure qui permet de le différencier très facilement du pronucléus mâle. Sa membrane est toujours épaisse, bien délimitée et de couleur sombre. Extérieurement à elle une couche de cytoplasme mince, très dense, à grains très fins, se continuant immédiatement dans les travées des alvéoles. Pas de réseau plasmatique visible à l'intérieur du pronucléus. Celui-ci est rempli par une infinité de petits grains, d'une finesse extrême, présentant une coloration générale peu foncée. Il est à supposer que ces grains si ténus sont constitués par une grande partie de la chromatine pulvérisée du noyau, car les vrais grains chromatiques visibles sont peu nombreux dans le pronucléus femelle complètement formé et constituent une dizaine de sphérules arrondies ayant l'aspect de nucléoles à centre clair.

Le pronucléus femelle polyénergide est donc formé par la fusion d'un certain nombre (5, 6 ou plus) de pronucléi femelles monoénergides. Ce processus de formation doit être considéré comme une manifestation d'une loi très générale formulée par BRACHET (1910 a) : « Des noyaux ayant la valeur de pronucléi de sexe quelconque, plongés dans un cytoplasme commun, s'attirent mutuellement et s'unissent pour autant que leur attraction réciproque ne soit pas neutralisée par l'entrée en activité des centrosomes auxquels ils sont accolés ».

§ II. — Formation du pronucleus mâle polyénergide

Le plus souvent, la fécondation de l'œuf mûr se produit par la pénétration d'un seul spermatozoïde qui se transforme en pronucléus mâle ; on dit qu'il y a *monospermie*. Il est admis, aujourd'hui, que la *polyspermie* peut se produire, mais seulement par suite d'une *intervention expérimentale*

ou encore grâce à des circonstances spéciales considérées comme anormales. La littérature scientifique nous apprend cependant que les gros œufs à vitellus abondant, comme les œufs d'*insectes*, de *sélaciens*, de *batraciens*, de *reptiles* ou d'*oiseaux*, présentent d'assez nombreuses exceptions à cette règle. Il y a alors *polyspermie physiologique* qui n'est jamais suivie de *polyfécondation* véritable.

On ne comprendrait pas, en effet, que plusieurs spermatozoïdes ayant pénétré et se transformant en plusieurs pronucléi mâles monoénergides ou en un seul pronucléus mâle polyénergide s'unissent à un seul pronucléus femelle monoénergide. Un seul spermatozoïde, parmi tous ceux qui ont pénétré, va accomplir tous les actes de la fécondation ; tous les autres seront réduits à jouer un rôle tout à fait secondaire et quelquefois nul. Ainsi, l'embryon qui se développe aux dépens de cette fécondation sera toujours *monospermique*, toutes les cellules qui le composent provenant de l'œuf fécondé qui résulte de la réunion du pronucléus mâle et du pronucléus femelle, tous les deux monoénergides. Il est aujourd'hui admis que la monospermie est une condition absolument indispensable pour que l'œuf fécondé puisse se développer et donner un animal adulte. Nous tâcherons de démontrer que chez *T. mesembryanthemum* la *polyspermie est normale* puisqu'elle se produit aussi souvent que la monospermie et que l'œuf polyspermique a un développement qui se poursuit normalement, jusqu'au moment où il est matériellement possible de l'observer, c'est-à-dire jusqu'au stade *actinula*, stade pendant lequel la larve mise en liberté n'a plus qu'à se fixer pour devenir petit polype.

Chez les *poissons cartilagineux*, RUCKERT (1910) a parfaitement établi que certains des *mérocytes* (noyaux bourgeonnants dans la couche digestive de transition, entre le disque embryonnaire et la masse de vitellus) ne sont pas autre chose que des têtes de spermatozoïdes accessoires pénétrées qui se sont vacuolisées.

NICOLAS (1903) a montré qu'il en est de même chez les *reptiles*, mais on n'est pas du tout fixé sur la destinée finale des mérocytes. Il en serait d'ailleurs de même chez les *oiseaux*. D'après ce qui précède, la polyspermie des œufs à gros vitellus n'influerait en rien sur la fécondation et le développement de l'embryon.

BRACHET (1910) et HERLANT (1911) ont fait, chez les *Batraciens anoures*, des expériences de polyspermie très démonstratives. Lorsqu'on fait pénétrer quelques spermatozoïdes séparés dans l'hémisphère supérieur d'un œuf de *batracien*, chaque spermatozoïde se transforme en

pronucléus mâle, son centrosome formant un énergidiste distincte, des énergidistes voisines. Le spermatozoïde, qui a pénétré au voisinage du point d'expulsion des globules polaires, devient pronucléus qui copule avec le pronucléus femelle. Tous les autres restent à l'état de pronucléi mâles, répartis dans tout le cytoplasme de l'œuf, comparables aux fragments d'œufs mérogoniques sans noyaux. A ce stade tous les pronucléi de l'œuf polyspermique entrent synchroniquement en mitose normale et la segmentation cytoplasmique suivant immédiatement après la mitose, l'œuf se divise en autant de blastomères qu'il y a de spermatozoïdes qui ont pénétré. La mort survient avant la *métamorphose* et d'autant plus vite que la polyspermie a été plus accentuée.

§ III. — La polyspermie chez *T. Mesembryanthemum*

Ainsi donc, d'après les explications qui précèdent, on comprend très bien que dans l'œuf normal possédant un seul noyau qui, après maturation se transforme en pronucléus femelle ayant valeur chromatique de demi-noyau, la monospermie seule puisse assurer la fécondation de cet œuf, par apport d'un pronucléus mâle ayant valeur de demi-noyau, et son développement complet.

Mais si nous considérons l'œuf mûr de *T. mesembryanthemum*, nous avons vu que dans son cytoplasme il présentait plusieurs pronucléi de valeur différente, le plus souvent un de ces pronucléi étant monoénergidiste, les autres polyénergidistes. Il est donc possible de concevoir la polyspermie d'une façon toute différente de celle des *batraciens anoures*, ou de celle des *sélaciens*, *reptiles* et *oiseaux*. Il semble, en effet, qu'à la présence dans le cytoplasme de l'œuf de pronucléi femelles de valeur différente, doivent correspondre la pénétration dans ce même œuf de nombreux spermatozoïdes se groupant en pronucléi de valeur égale aux pronucléi femelles, pour produire une polyfécondation. D'ailleurs, il est à considérer que dans l'œuf de la *Tubulaire*, il n'existe pas de vitellus et que toute la masse de l'œuf est formée par le cytoplasme. C'est ce que nous allons essayer de démontrer.

§ IV. — Recherches personnelles

Nous savons que le gonophore mâle mûr met ses spermatozoïdes en liberté, par rupture de l'épithélium sous-ombrelle. Ces spermatozoïdes remplissent la cavité de l'ombrelle, puis passent à l'extérieur par l'ouver-

ture du gonophore. Ils arrivent ainsi à l'ouverture du gonophore femelle, passent entre la paroi de cette ouverture et le manubrium et arrivent dans la cavité de la cloche, au moment où l'œuf venant de faire sa réduction chromatique a crevé l'épithélium sous-ombrelaire et est tombé dans cette cavité. Il peut, comme nous l'avons vu, pénétrer un seul spermatozoïde et la pénétration peut se faire en un point quelconque. L'œuf est alors monospermique et l'évolution se poursuit, comme nous l'avons



FIG. LV. Seize spermatozoïdes ont pénétré dans l'œuf, mais aucun n'a fait sa réaction. $\times 540$.

déjà indiqué. Souvent un certain nombre de spermatozoïdes pénètrent dans l'œuf isolément, en différents points ; mais en un certain point, 4 à 6 spermatozoïdes ou plus pénètrent à la suite l'un de l'autre. Le premier spermatozoïde qui pénètre détermine-t-il, comme dans le cas général, l'*onde de contraction* qui se propage, à partir du point d'entrée et détermine la formation du *liquide périvitellin*, visqueux ou agglutinant, qui retarde ou arrête les autres spermatozoïdes ? Il est probable que non, car aucune formation de cette nature n'apparaît, à aucun moment, autour de l'œuf dans lequel les spermatozoïdes viennent de pénétrer. La taille considérable de l'œuf de la *Tubulaire* et le grand nombre de spermatozoïdes qui

attendent avec impatience sa libération dans la cavité de la cloche sont deux conditions qui permettent à la polyspermie de se réaliser, grâce à la lenteur de propagation de l'onde de contraction et à l'éloignement de la première énergide spermatique.

Le premier spermatozoïde qui pénètre est ordinairement celui qui est voisin de l'endroit où vient de se produire l'expulsion du globule polaire



FIG. LVI. Œuf mûr entouré de spermatozoïdes (*spz*) ; un de ceux-ci vient de pénétrer, 4 autres sont déjà transformés en pronuclei mâles (*pm*). $\times 540$.

du noyau normal et par conséquent où se trouve le pronucléus femelle monoénergide. La tête et le segment intermédiaire pénètrent seuls, la queue reste à l'extérieur. La réaction ne se produit pas instantanément et on peut apercevoir dans la zone périphérique de l'œuf la tête piriforme très chromatique. Bientôt, le cytoplasme se condense autour de lui, l'englobant dans une zone épaissie à granulations très fines et très basophiles (fig. 59, pl. VI). Le segment intermédiaire montre un centriole chromatique et une centrosphère nettement limitée, de laquelle part

un aster spermatique, formé de nombreux rayons à structure moniliforme, les derniers granules venant se continuer insensiblement dans les fines travées du cytoplasme ambiant. La pénétration du spermatozoïde a lieu suivant une direction radiale, puis la tête opère un mouvement de rotation de 180° , de façon que le segment intermédiaire, d'abord tourné vers l'extérieur se trouve à la fin de la rotation regarder le centre de l'œuf. A partir de ce stade, la tête du spermatozoïde devient absolument méconnaissable, elle augmente considérablement de volume en se vacuolisant ; la chromatine se résout en grains nombreux qui se dispersent dans le noyau ; la coloration devient aussi beaucoup moins intense. Il apparaît, en même temps, un fin réseau plasmatique dont les mailles renferment un suc nucléaire incolore. Le pronucléus mâle monoénergide est ainsi formé.

Si le spermatozoïde qui donne le pronucléus mâle monoénergide pénètre toujours dans l'œuf au voisinage du point d'émission du globule polaire du noyau de l'œuf normal, c'est-à-dire à la face convexe de l'œuf, les spermatozoïdes qui vont donner le pronucléus mâle polyénergide pénètrent presque toujours par la face concave, c'est-à-dire la face interne de l'œuf qui coiffe le spadice. Il peut ainsi pénétrer, en des points peu éloignés, une quinzaine de spermatozoïdes (fig. LV), dont la queue reste à l'extérieur et qu'on reconnaît encore, quelque temps, à la forme de la tête. Il sont enfermés par groupes dans les mailles du réseau cytoplasmique sans aucune trace de cytoplasme germinatif autour d'eux, ce qui indique qu'ils n'ont encore produit aucune réaction. A l'inverse de ce qui se passe dans le spermatozoïde isolé dont le centrosome se montre dès le début de sa réaction, avant que la tête du spermatozoïde se modifie ici, toutes les têtes de spermatozoïdes se vacuolisent d'abord et augmentent considérablement de volume. Elles prennent immédiatement l'aspect de pronucléi (fig. LVI) ; le bloc de chromatine homogène qui constituait la tête du spermatozoïde se fragmente en un nombre considérable de grains très basophiles qui s'éparpillent dans le pronucléus, pendant qu'apparaît un réseau plasmatique, à filaments très fins et excessivement nombreux qui s'enchevêtrent profondément. Les centrioles, les centrosphères et les rayons astériens n'ont pas encore apparu. On voit alors les pronucléi les plus rapprochés s'appliquer l'un contre l'autre, d'une façon tout à fait intime. Il se forme un ou deux faisceaux de pronucléi composés : l'un de six pronucléi simples, l'autre de deux ou trois. Ces faisceaux prennent la forme d'une sphère dans laquelle chaque pronucléus est délimité exté-

rieurement pendant un temps considérable par sa membrane extérieure de séparation. Ce n'est qu'à ce moment qu'apparaissent les irradiations astériennes. Très rarement, on peut voir un centriole avec sa centrosphère (fig. 65, pl. VII). Le plus souvent, à la partie externe du faisceau sphérique de pronucléi, l'on voit un certain nombre d'asters symétriquement disposés. Il est facile de se rendre compte que le nombre d'asters correspond exactement au nombre de pronucléi, c'est-à-dire au nombre de spermatozoïdes qui entrent dans la formation de ce polykaryon.

Chaque aster du polykaryon correspond donc à l'appareil centrosomien du spermatozoïde. A ce stade le polykaryon présente une structure tout à fait particulière qu'on ne retrouve nulle part. Celui représenté par les figures 60 à 63, planche VII, qui ne sont que les coupes successives, a la forme d'une sphère de 50 μ de diamètre. Il a été formé par la vacuolisation et l'accolement de 6 spermatozoïdes puisqu'il y a 6 asters différents extérieurement. Ces asters sont très puissants et leurs rayons se prolongent, non seulement extérieurement, dans les travées cytoplasmiques, mais aussi intérieurement, ayant l'air de se continuer par les filaments plasmatiques. Extérieurement et intérieurement les membranes de séparation entre les divers pronucléi constitutants sont encore très nettes et leur disparition est à peine ébauchée en certains endroits. Dans chaque pronucléus le réseau plasmatique se présente, sous forme de filaments d'une grande ténuité et d'un nombre incalculable, présentant des sinuosités qui s'entre-croisent à l'infini. La chromatine, en granules très fins placés bout à bout sur les filaments plasmatiques, forme des sinuosités plus sombres très caractéristiques, tranchant nettement sur les précédentes. On rencontre encore (fig. 60 pl. VII), quelques blocs chromatiques non encore complètement réduits en fins granules, ainsi que quelques sinuosités, non formées de grains chromatiques placés bout à bout, mais à chromatine massive (fig. 61, 63, pl. VII). Le suc nucléaire présente une coloration plus basophile qu'à l'ordinaire, par suite de la pulvérisation d'une partie de la chromatine des pronucléi. Finalement, les membranes qui séparent les divers pronucléi constituant le faisceau s'effacent et disparaissent progressivement. Dès lors, le pronucléus mâle polyénergide est complètement formé.

BRACHET (1910) a pu observer, dans la polyspermie expérimentale de la grenouille, la formation de *polykaryons* ou *pronucléus mâles polyénergides*, mais sans que ceux-ci prennent part à la fécondation, la polyfécondation n'existant jamais, et la monospermie étant toujours la règle.

Il voit pénétrer dans l'œuf de la grenouille plus de 100 spermatozoïdes qui se dispersent, rapprochés le plus souvent par groupes de 2 ou 3. Chacun d'eux se vacuolise et devient ainsi pronucléus, sans que son aster apparaisse ; puis, dans chaque groupe, les pronucléi qui le composent se rapprochent et finissent par se toucher, les membranes de séparation disparaissent et la fusion devient complète, donnant ainsi naissance à un pronucléus mâle polyénergide. Ce n'est que lorsque la fusion est achevée que les asters apparaissent accolés à la partie extérieure des polykaryons, s'enchevêtrant de façon inextricable et en nombre égal à celui des spermatozoïdes qui se sont fusionnés. Dans ce cas particulier, BRACHET n'a pas vu se produire de développement. Il a assisté seulement à l'ébauche de quelques mitoses multipolaires, mais finalement c'est toujours la *nécrose* qui s'est produite.

C'est grâce à cet ensemble de faits si démonstratifs que BRACHET a pu énoncer sa loi très générale sur la fusion des pronucléi, loi que nous avons déjà citée, à propos de la formation du pronucléus femelle polyénergide.

Ainsi, chez la grenouille, BRACHET a pu avoir par polyspermie expérimentale le *pronucléus mâle monoénergide actif* dans la fécondation et le *pronucléus mâle polyénergide passif* pendant la fécondation, très probablement parce qu'il n'y a pas dans l'œuf mûr de pronucléus femelle polyénergide avec lequel il puisse copuler. Ce fait est très important parce qu'il marque une étape entre la polyspermie expérimentale de la grenouille et la polyspermie normale de la Tubulaire. Si l'œuf de la grenouille avait plusieurs pronucléi femelles, il est permis de supposer que la fécondation pourrait se produire sans toutefois prétendre que le développement pourrait être poussé plus loin, la différenciation ontogénétique ne le permettant pas.

§ V. — Copulation des pronuclei mâles et femelles polyénergides

Tous les dessins de la planche VIII représentent les coupes impaires successives, de l'amphimixie de deux polykaryons mâles et femelles. Le dessin des coupes paires n'a pas été représenté pour réduire au minimum le nombre de planches. Cette amphimixie est d'ailleurs la seule polyénergide, que l'on rencontre dans cet œuf. Avant même que les membranes de séparation des pronucléi qui forment le polykaryon mâle et le polykaryon femelle aient complètement disparu, ces deux polykaryons

se rapprochent jusqu'au contact. On y remarque, en effet (fig. 70, 71, 72 73, pl. VIII), pour le polykaryon femelle des traces de cloisons non encore disparues, contre la membrane externe; pour le polykaryon mâle (fig. 68, 69, 70, pl. VIII). L'attraction de ces deux polykaryons est assez forte pour produire l'aplatissement des deux surfaces de contact. A ce stade, les ovocentres du polykaryon femelle ont disparu depuis longtemps, tandis que le polykaryon mâle est entouré par les spermocentres en nombre égal aux pronucléi mâles, groupés et fusionnés pour le former. Je pense, sans toutefois pouvoir apporter une preuve suffisante, que le nombre de pronucléi ayant servi à former les deux pronucléi qui vont copuler est le même, c'est-à-dire que si le polykaryon mâle a été formé en définitive par le rapprochement et la fusion de 6 spermatozoïdes, le polykaryon femelle aura été formé par la fusion de 6 pronucléi femelles monoénergides. D'ailleurs, dès que les deux polykaryons sont entrés en contact, les spermocentres se divisent et tandis qu'un des spermocentres fils reste accolé au polykaryon mâle, l'autre va se fixer à la surface du polykaryon femelle, à l'extrémité opposée. Ces spermocentres sont très bien développés. Le plus souvent, on peut apercevoir au centre de l'aster un centriole chromatique; la centrosphère est toujours mal délimitée mais les rayons sont puissants et nombreux du côté externe. Du côté interne, ils s'enfoncent dans le polykaryon mâle, repoussant même sa surface qui présente ainsi des incisures profondes (fig. 70, pl. VIII). Si l'on compte les asters représentés par toutes les coupes de l'amphimixie, on en trouve 12. Nous pouvons en déduire qu'ils proviennent de 6 spermocentres divisés et que, par conséquent, le polykaryon mâle a été formé par la fusion de 6 pronucléi mâles, provenant de 6 spermatozoïdes. De même, nous pouvons être certains que le polykaryon femelle a été formé, par la fusion de 6 pronucléi femelles provenant, dans le cas présent, de la fusion de 6 pseudocellules, ayant fait aussi leur réduction chromatique. La structure de ces deux polykaryons accolés est complètement différente. Le polykaryon femelle est un peu plus grand que le polykaryon mâle. En effet, tandis que le polykaryon mâle a 40 μ de diamètre, le polykaryon femelle a 60 μ . Mais ce qui frappe immédiatement, c'est la chromatocité générale très grande du polykaryon mâle. Celui-ci paraît contenir beaucoup plus de chromatine que le polykaryon femelle. Son réseau plasmatique très développé est formé d'un lacs de filaments sinueux, portant de nombreux granules chromatiques placés bout à bout. On n'y trouve que quelques blocs plus gros, quelquefois allongés. Le polykaryon femelle ne

présente pas de réseau plasmatique visible ; il se montre, avec une structure granuleuse, d'une finesse inouïe. Vers son centre, on trouve seulement un gros nucléole chromatique homogène et 4 ou 5 petits nucléoles de taille différente, mais plus petits et c'est tout. Il est probable qu'une grande partie de la chromatine s'est pulvérisée en grains excessivement fins, qui sont les petits grains colorés qui constituent, en partie, les granulations multiples du polykaryon femelle.

Autour des deux polykaryons se trouve une calotte de cytoplasme germinatif très condensé, renfermant, lui aussi, des grains très basophiles. Il est probable qu'il se produit, à travers la membrane des deux polykaryons, une diffusion qui rejette, dans le cytoplasme une partie des granulations chromatiques, occasionnant ainsi une espèce d'épuration nucléaire. L'excès de coloration de la calotte cytoplasmique germinative, qui entoure le polykaryon femelle et se continue insensiblement dans les travées du cytoplasme, autorise cette supposition.

La figure LVII représente la coupe d'un gonophore contenant deux œufs secondaires, à des stades très rapprochés, provenant d'un œuf géant. Ces deux œufs sont polyspermiques et il y a eu polyfécondation. Au centre de l'œuf entier, il y a eu plusieurs fécondations représentées en détail par les coupes de la planche IX (les coupes impaires seulement, les coupes paires n'ayant pas été dessinées). A la périphérie, du côté extérieur de l'œuf, nous trouvons encore trois fécondations dont une, à cause de ses dimensions minimes, paraît être monospermique. Enfin, dans ce même œuf, à la périphérie du côté central, nous reconnaissons trois spermatozoïdes qui ont pénétré séparément, se sont fortement vacuolisés, ont formé un aster puissant, ce sont trois pronucléi mâles monoénergides, qui ne seront pas utilisés et probablement dégènereront au bout d'un certain temps.

Si nous examinons de près les coupes de la planche IX qui représentent la partie centrale de l'œuf (fig. LVII) nous reconnaissons dans les figures 74, 75, 76, 77, un polykaryon mâle et un polykaryon femelle qui vont s'appliquer l'un contre l'autre, mais sont encore bien séparés, ne présentant aucune face aplatie de contact. On distingue encore, dans le polykaryon femelle, quelques lambeaux de cloisons de séparation appliqués à la face interne de la membrane, ou même une cloison entière (fig. 77). Mais dans la figure 77 apparaissent un monokaryon et un polykaryon mâles, non fusionnés avec le précédent. Il est probable que le gros polykaryon mâle copulera seul avec le polykaryon femelle parce qu'ils ont été



FIG. LVII. Œuf secondaire entier renfermant plusieurs fécondations et des spermatozoïdes transformés en pronucléi mâles. L'œuf secondaire incomplet montre une 1^{re} mitose de segmentation multipolaire ; une autre 1^{re} mitose multipolaire de segmentation est dans la partie coupée absente. $\times 250$.

formés par la fusion du même nombre de pronucléi mâles ou femelles. Si tous les pronucléi mâles voisins avaient fusionné ensemble, le polykaryon mâle unique formé aurait eu une valeur chromatique supérieure à celle du polykaryon femelle, d'où *disharmonie* entre les deux polykaryons et la fécondation n'aurait certainement pu avoir lieu. Les figures 78, 79, 80, 81, 82 représentent une deuxième fécondation (les coupes impaires seules ont été représentées) qui fait immédiatement suite à la précédente. Ici le polykaryon femelle a opéré sa fusion presque entièrement, mais le polykaryon mâle n'est pas formé. Les spermatozoïdes se sont vacuolisés pour former des pronucléi sans aster développé ; ces pronucléi se sont rapprochés et leur fusion n'a pas encore eu lieu, cependant plusieurs pronucléi semblent avoir fusionné entre eux (fig. 80, pl. IX). Il est probable qu'il se formera ici aussi un polykaryon de même valeur chromatique que le polykaryon femelle, de façon qu'il y ait harmonie entre les deux polykaryons et qu'ainsi la fécondation soit possible. S'il reste ensuite des pronucléi mâles en excès, ils dégèneront.

Au stade suivant, la fécondation va s'opérer par pénétration du polykaryon mâle, dans l'intérieur du polykaryon femelle et, dans un même œuf, il pourra y avoir polyfécondation. Par exemple, les polykaryons mâles et femelles de la planche VIII étant les seuls polyénergides, il y aura fécondation unique polyénergide tandis que dans l'œuf représenté figure LVII il y aura polyfécondation polyénergide.

Examinons une des trois fécondations, placées à la face externe de l'œuf figure LVII. On voit le pronucléus mâle envoyer sa chromatine à l'intérieur du pronucléus femelle, sous forme de filaments dendritiques, qui gagnent d'abord la partie centrale, puis se distribuent insensiblement vers la périphérie, laissant entre eux et la membrane du pronucléus femelle un espace clair. La fécondation terminée, le pronucléus mâle paraît s'être introduit tout entier dans le pronucléus femelle, car le réseau plasmatique et la chromatine ont conservé la même structure. Nous avons ainsi un premier noyau de segmentation représenté figure LVII dans la moitié de l'œuf coupé. L'autre moitié de cet œuf nous montrerait une autre fécondation monospermique avec fuseau bipolaire.

Lorsque la pénétration du pronucléus femelle par le pronucléus mâle est finie, le noyau de conjugaison est évidemment de volume plus réduit que la somme des volumes du pronucléus mâle et du pronucléus femelle. Il a le volume du pronucléus femelle ; il est à supposer qu'une certaine quantité de suc nucléaire du pronucléus femelle passe par osmose à

travers la membrane et va dans le cytoplasme. Les asters qui entouraient le pronucléus mâle se rapprochent de la surface du noyau de conjugaison et deviendront les asters des mitoses multipolaires qui vont avoir lieu.

Dans chaque œuf secondaire il y aura donc le plus souvent : 1° un noyau de conjugaison provenant d'une fécondation monospermique du noyau primitif de l'œuf ; ce noyau de conjugaison aura un fuseau bipolaire et une mitose normale ; 2° un ou plusieurs noyaux de conjugaison, provenant de polykaryons mâles et femelles ; ces noyaux de conjugaison auront des *fuseaux multipolaires*, avec *mitoses multipolaires*.

§ VI. — Historique et Critique

La polyspermie a été signalée par différents observateurs, chez *T. mesembryanthemum*.

TICHOMIROFF (1887) dit, sans y insister, avoir observé des œufs polyspermiques de *T. mesembryanthemum*.

BRAUER (A.) (1891) signale comme phénomènes anormaux, d'abord l'apparition de deux vésicules germinatives, dans un œuf qu'il a observé une fois, enfin, quelques cas de polyspermie, chez la même *Tubulaire*. Ces œufs polyspermiques présentent beaucoup d'irradiations, au milieu desquelles BRAUER a vu un grain chromatique, représentant probablement le spermatozoïde non modifié ; cependant, dans la plupart des cas, il n'en trouve pas de trace. Ces œufs polyspermiques se distinguaient des autres œufs monospermiques, parce que, sur leur côté extérieur, il s'était amassé une quantité considérable de spermatozoïdes. Enfin dans quelques cas particuliers, BRAUER a rencontré aussi, dans des œufs en segmentation, à côté du noyau, de petites irradiations qu'il attribue à la présence de spermatozoïdes en surnombre.

D'après SCHNEIDER (K.) (1902), lorsque l'œuf mûr est tombé dans la cavité de l'ombrelle, une ou plusieurs *spermies*, que l'on trouve en quantité considérable à cet endroit pénètrent dans l'œuf. Le plus souvent, dit-il, il paraît se former beaucoup de rayonnements, dans le cytoplasme, mais la tête du spermatozoïde se développe en pronucléus mâle dans un seul rayonnement, pronucléus mâle d'abord étroit et en forme de quille.

OSCHMANN (1923) voit quelquefois plusieurs spermatozoïdes pénétrer dans l'œuf de *T. mesembryanthemum* et former plusieurs synkaryons,

suivant le procédé que nous avons décrit. Il voit même cette fécondation se produire lorsque l'œuf s'est déjà segmenté en plusieurs blastomères ; quelquefois, les blastomères se séparent complètement, ceci constituant, d'après lui, une fécondation multiple. Enfin, l'embryon englobe souvent des spermatozoïdes, qui sont digérés.

CHAPITRE XIX

DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF SECONDAIRE POLYSPERMIQUE

Tandis que l'œuf normal de *T. mesembryanthemum* est toujours monospermique et ne présente, dans chaque gonophore, qu'un embryon à chaque génération, l'œuf géant donne des œufs secondaires, toujours polyspermiques, qui deviennent, dans chaque gonophore, autant d'embryons de la même génération. Il sera donc relativement facile de se rendre compte si dans une série de coupes, on a des chances de rencontrer l'œuf géant. Si l'on rencontre, dans un gonophore, deux ou trois embryons au même stade ou à des stades très rapprochés, on peut être sûr qu'ils proviennent d'un œuf géant divisé en œufs secondaires. J'ai rarement observé des coupes de *Tubulaires* de la région de *Cette* ne présentant pas au moins un gonophore à embryons multiples provenant d'œufs secondaires. D'autre part, j'ai rencontré très souvent, dans le même gonophore, deux ou trois actinules c'est-à-dire des embryons allant être mis en liberté et n'ayant plus qu'à se fixer pour donner le polype. J'en conclus, ainsi que d'ailleurs les divers stades successifs du développement le prouveront, que ces actinules ne peuvent provenir que d'œufs secondaires qui sont tous polyspermiques. La monospermie ne serait donc pas indispensable, pour que le développement de l'embryon puisse se poursuivre jusqu'au bout.

Dès que la pénétration des pronuclei femelles, par les pronuclei mâles est opérée, la polyfécondation est terminée et il y a un certain nombre de noyaux de segmentation (2,3 ou 4) disséminés dans l'œuf. Ces noyaux de segmentation émigrent bientôt, pour se placer tous d'un même côté de l'œuf (fig. LVIII). Chacun de ces noyaux se prépare à la première mitose de segmentation. Presque toutes ces mitoses sont multipolaires. On rencontre quelquefois une mitose normale bipolaire. C'est celle dont le noyau de



FIG. LVIII. Emigration vers un pôle des premiers noyaux de segmentation. $\times 400$.

segmentation provient de la fécondation du noyau normal monoénergide de l'œuf, avec un seul spermatozoïde ; elle est toujours périphérique (fig. 37, pl. IV). Les mitoses multipolaires des noyaux de segmentation,

présentent des aspects variés à l'infini. J'ai représenté quelques-uns de ces aspects les plus frappants (fig. 64, 65, 66, 67, pl. VII). On remarque (fig. 64) une mitose multipolaire, dont les asters ne présentent ni centrioles, ni centrosphères. La chromatine s'est disposée en gros chromosomes présentant la forme d'un U ou d'un V très ouvert et les attractions diverses par les différents pôles paraissent se neutraliser. Dans la figure 65, les différents pôles sont moins nets, les chromosomes très nombreux sont plus petits et en forme d'olives. Dans la figure 66 les chromosomes se présentent sous forme de petites boules rondes ; ils sont accolés les uns aux autres, montrant un aspect condensé de toute la chromatine. Enfin, dans la figure 67, la chromatine est disséminée sous forme de grains irréguliers, n'ayant plus aucune structure de chromosome. Les asters très puissants présentent un centriole très chromatique, avec centrosphère et longs rayons, se continuant par les travées des alvéoles cytoplasmiques. Nous constatons ainsi que, dans ces mitoses multipolaires, le *chromosome présente autant de formes différentes qu'il y a de mitoses différentes*. Cela tient certainement à ce que les noyaux de segmentation, qui ont donné ces mitoses, proviennent de pseudocellules qui avaient subi un commencement de dégénérescence plus ou moins avancé. Leur composition chimique varie de l'un à l'autre. La chromatine paraît prendre une forme en rapport avec cette composition chimique. *L'intégrité du chromosome* dans une même espèce, soutenue par WEISSMAN, ne s'applique pas à des cas comme la Tubulaire, où des cellules continuent de vivre et de se multiplier, malgré qu'elles aient subi un commencement de dégénérescence.

Certains auteurs ont pu, en faisant agir soit les *émanations de radium*, soit les *rayons X*, amener la *pulvérisation* des chromosomes dans la figure mitotique.

PERTHES (1904) montre qu'un œuf assez fortement irradié a les centrosomes et les fuseaux normaux et sa figure chromatique montre les chromosomes pulvérisés.

PAULA HERTWIG (1911) admet que l'action du radium n'altère jamais la figure achromatique de la mitose qui apparaît normale ; les chromosomes seuls sont atteints et se pulvérisent.

FAURÉ-FRÉMIET (E.) (1913) a constaté chez *Ascaris mégalocéphala*, que les rayons X agissent sur le noyau de l'œuf, produisant une *pulvérisation immédiate* des grands chromosomes primitifs. La fragmentation des chromosomes est plus ou moins complète, suivant que l'irradiation a porté sur les procucléi, ou le premier noyau de segmentation au repos,

ou bien si l'irradiation a porté sur ces mêmes noyaux, au stade de spirème avancé. Dans le premier cas, la fragmentation se produit peu ou pas. Dans le second cas, elle est poussée très loin. FAURÉ-FRÉMIET conclut que la pulvérisation est une *altération* morphologique des chromosomes, qui dépend de l'état physique de la chromatine, au moment de l'irradiation.

Il y a donc des modifications possibles des chromosomes, compatibles avec la vie.

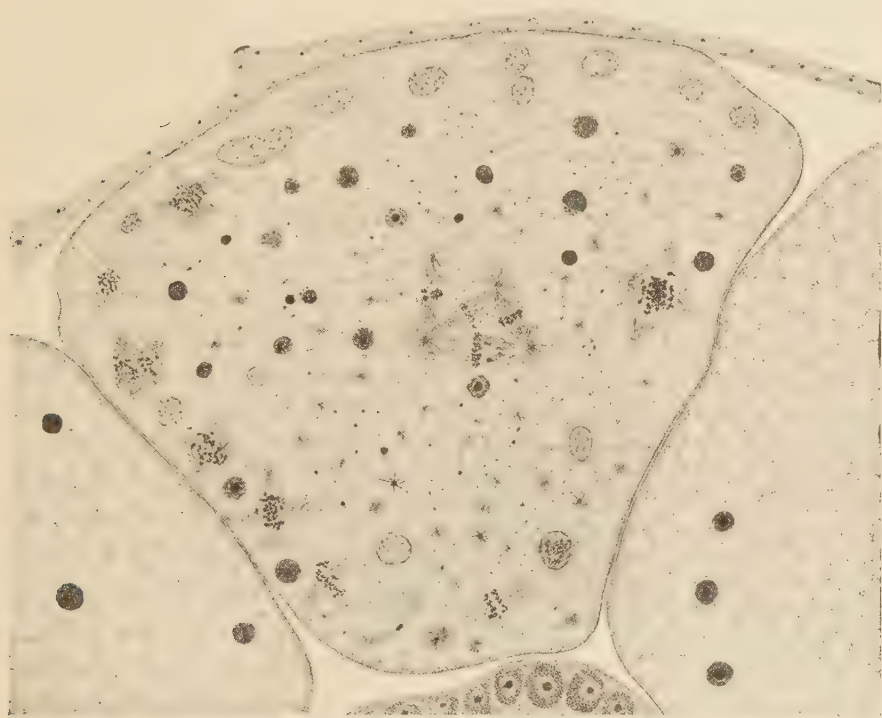


FIG. LIX. Répartition des noyaux et des mitoses multipolaires à la périphérie. Une seule mitose multipolaire centrale. Des asters accessoires. $\times 300$.

La segmentation de l'œuf polyspermique de *T. mesembryanthemum* se produit exclusivement suivant le deuxième mode, c'est-à-dire que jamais la division du cytoplasme ne se produit immédiatement après celle du noyau. L'œuf ayant son matériel vitellin à peu près également distribué dans l'intérieur de son cytoplasme, la segmentation sera totale, mais malgré cela, elle sera inégale et sa marche sera, le plus souvent, irrégulière. Il se forme dès les premières phases du développement, un certain nombre de noyaux qui se placent au voisinage de toute la périphérie

de l'œuf (fig. LIX). Sur la face extérieure, presque tous les noyaux sont à la télophase, tandis que les trois faces latérales ou intérieures, montrent surtout des mitoses multipolaires, à nombreux chromosomes à formes de plus en plus régulières à l'anaphase. Dans la partie centrale de l'œuf, une seule mitose multipolaire montrant des asters communs à plusieurs fuseaux. Ces mitoses multipolaires du développement de l'œuf, se caractérisent nettement des premières mitoses des noyaux de conjugaison, par la symétrie et la netteté plus grande de leurs fuseaux et par le nombre de chromosomes qui va en décroissant, pendant que leur forme caractéristique s'accuse de plus en plus. On voit très bien que les mitoses multipolaires tendent de plus en plus vers les mitoses régulières bipolaires, qui ne tarderont pas à apparaître. Dans ces œufs à noyaux déjà nombreux et presque tous périphériques, on constate dans le cytoplasme la présence de très nombreux asters, caractérisés par un granule basophile central, duquel partent en rayonnant de fins rayons peu nombreux et colorés, entre lesquels se trouvent des rayons plus condensés et plus clairs. Un certain nombre d'auteurs et en particulier MORGAN (H.) (1895) et WILSON (E.-B.) (1901), ont montré que si l'on fait agir sur l'œuf des solutions hypertoniques, celles-ci provoquent la formation d'asters avec grain basophile central, qui ont toutes les propriétés des centrosomes. Cette irradiation du cytoplasme provient de la coagulation de ses colloïdes, à leur contact avec le grain basophile. D'ailleurs LILLIE (F.-R.) (1912) a montré que, si on centrifuge des œufs de *Nereis* pendant que la tête du spermatozoïde pénètre dans le cytoplasme, la tête se détache du segment intermédiaire qui reste à l'extérieur avec le centrosome. Cependant, la tête continue son mouvement en avant et la réaction se produit sous forme d'un beau spermocentre qui apparaît et qui n'est pas celui du spermatozoïde, puisqu'il reste à l'extérieur. Ce spermocentre est donc une formation nouvelle au contact d'un grain chromatique.

En même temps que de nombreux asters isolés et dispersés dans tout le cytoplasme (fig. LIX), nous remarquons de nombreuses pseudocellules en transformation constante. Une des transformations les plus caractéristiques est la suivante : d'abord, le noyau de l'ovocyte englobé montre une coloration homogène très accusée, sa chî natine est en *pynose* ; par la coloration à l'hématoxyline au fer, cette pseudocellule apparaît uniformément noire (fig. 84, pl. X). Cette sphère noire diminue de plus en plus de volume et autour d'elle se montre une calotte de substance homogène, formée de très fins granules clairs, en même temps que des

grains chromatiques plus gros (fig. 92, pl. X). Chaque grain chromatique devient centre de formation d'une sphérule, qui s'isole complètement des sphérules voisines (fig. 94, 95, 96, pl. X). La sphère chromatique diminue d'autant plus et disparaît totalement, l'ancienne pseudocellule est alors transformée en sphérules claires avec grain chromatique central (fig. 95, 96), ou bien le processus s'arrête à ce stade (fig. 93, 94). Finalement, toutes ces sphérules claires, mises en liberté, se répandent dans le cytoplasme de l'œuf, où on les rencontre dans les alvéoles. Mais, lorsque ces sphérules se logent à l'intersection des travées cytoplasmiques, immédiatement le cytoplasme s'irradie autour d'elles, constituant les rayons astériens. Ce petit appareil centrosomien serait donc constitué de la façon suivante : la sphérule avec son grain chromatique central deviendrait le centriole et la centrosphère qui seraient d'origine nucléaire, tandis que le cytoplasme donnerait les rayons de l'aster. J'ai rencontré, dans le même œuf, des grains chromatiques plus gros, entourés chacun d'une substance finement granuleuse. Ces grains émettent des prolongements de même nature, peu nombreux. Sans pouvoir interpréter ces formations bizarres, je ne pense pas qu'elles aient un rapport quelconque, avec les asters multiples, contenus dans le cytoplasme de l'œuf.

A ce stade, on voit encore, à la face de l'œuf tournée vers le spadice, des spermatozoïdes qui viennent de pénétrer et qui se trouvent entourés par un des asters multiples. Ils n'ont pas fait leur réaction, puisque la partie antérieure de la tête du spermatozoïde regarde le centriole de l'aster. Ces spermatozoïdes sont appelés à dégénérer et peut-être les grains chromatiques à prolongements étoilés, que nous venons de signaler, représentent-ils une des étapes de la dégénérescence de ces spermatozoïdes ?

Au stade suivant (fig. LX) l'embryon présente une partie périphérique, à alvéoles petites et à cytoplasme condensé, et une partie centrale, à alvéoles plus grandes et à cytoplasme formant seulement les travées des alvéoles. Les noyaux plus petits et nombreux sont distribués à la périphérie, mais par groupes qui indiquent que chaque groupe est formé par les descendants d'une mitose multipolaire de noyau de conjugaison. Vers le centre de l'œuf, les noyaux sont très rares. Déjà plus de mitoses multipolaires, la régularisation s'est faite insensiblement. Cependant, on peut encore remarquer que les mitoses bipolaires ont les dimensions de leurs fuseaux plus grandes que celles des fuseaux normaux et leurs chromosomes à forme nettement définie sont plus nombreux que dans la mitose nor-

male de la *Tubulaire*. J'estime à environ 32 le nombre de chromosomes que j'ai comptés. D'ailleurs, les noyaux-filles sont eux-mêmes de taille



FIG. LX. Embryon à un stade correspondant au stade *morula*, sans segmentation cytoplasmique. Les noyaux groupés en flots commencent à régulariser leurs mitoses. $\times 350$.

très inégale, on en trouve de gros et de petits. La segmentation cytoplasmique n'a pas encore commencé.

Au stade suivant (fig. LXI), les noyaux périphériques se sont dispersés plus régulièrement, en augmentant de nombre. La segmentation cyto-



FIG. LXI. Embryon au stade *planula*. Poussée interne de cellules ectodermiques avec cavité au milieu d'elles. $\times 440$.

plasmique a commencé à se produire extérieurement, différenciant une couche de cellules cylindriques nettement dissemblables de la partie cen-

trale non encore divisée. Le cytoplasme est en effet à peu près tout entier concentré à la surface dans une couche de cellules, que l'on peut déjà déterminer comme ectoderme. Les autres noyaux sont entourés par une mince couche de cytoplasme condensé de laquelle partent des trabécules, qui se réunissent aux trabécules du cytoplasme des noyaux voisins pour constituer un syncytium qui donnera naissance à l'endoderme. La mésoglee n'a pas encore fait son apparition, malgré que l'ectoderme soit déjà nettement différent du syncytium endodermique ; aucune trace de formation fibrillaire anhiste ne peut être distinguée. Sur le côté gauche de la figure LXI, l'ectoderme paraît avoir proliféré vers l'intérieur, puis une cavité s'est formée au centre de cette poussée cellulaire. La cavité interne n'est jamais en rapport avec l'extérieur, de sorte qu'elle paraît s'être produite dans l'intérieur même du bourgeon cellulaire.

BRAUER (1891), qui a observé ces amas cellulaires endodermiques de couleur sombre (fig. 31, pl. XXXV), les considère d'abord comme des cellules endodermiques isolées qui se ramassent en amas plein, puis chaque cellule dégénère et ainsi se forme la cavité gastro-vasculaire. D'après lui, ces cellules endodermiques participent à la formation du feuillet externe, avant de dégénérer, puisque la cavité gastro-vasculaire formée, on n'en trouve plus. L'interprétation de BRAUER me semble erronée, malgré que je ne puisse moi-même en proposer une. Ce massif de cellules paraît être, non formé de cellules endodermiques, mais de cellules ectodermiques ayant proliféré. La cavité interne de ce massif a dû se produire, par dégénérescence des cellules ectodermiques, mais les cellules qui la bordent ne dégèrent plus et se sont disposées, en un épithélium très régulier. Cette prolifération cellulaire ectodermique sorte d'invagination, ne se produit pas chez tous les embryons à ce stade, il est donc bien difficile d'en donner une interprétation exacte. Je n'ai jamais pu suivre la destinée de ces formations inconstantes.

Le stade représenté par la figure LXII est un stade un peu plus avancé que le précédent. Il n'y a encore aucune formation indiquant la cavité digestive, par conséquent la cavité du massif cellulaire ectodermique interprétée par BRAUER comme cavité du corps est fausse, puisque cette cavité, à un stade plus avancé, n'existe encore pas. On remarquera cependant que la partie endodermique, immédiatement appliquée à la partie interne de l'ectoderme, est plus riche en noyaux et son protoplasme est plus condensé que dans la partie centrale où les alvéoles sont très grandes (fig. 100, pl. X). A ce stade (fig. LXII) on observe toute une série de trans-

formations des pseudocellules centrales qui vont disparaître. Les transformations sont représentées, dans la plupart des figures de la planche X. La figure 100 représente une cellule centrale de l'embryon, caractéristique de ce stade. Son noyau possède un gros nucléole chromatique à partie centrale plus claire. Sur le fin réseau plasmatique, les grains chromatiques sont plus concentrés aux abords de la membrane. Il est facile de suivre



FIG. LXII. Stade *planula*. Formation de la *mésogée* et rudiment du premier tentacule. $\times 300$.

tous les stades de transformation d'une pseudocellule en noyau des cellules de cet embryon.

La différenciation des cellules endodermiques se poursuit et l'on y rencontre encore, dans la partie centrale, des cellules à plusieurs noyaux. Dans l'ectoderme différencié en une seule couche de cellules, on voit des mitoses transversales qui vont le diviser en deux couches : la couche de cellules périphériques et la couche de cellules interstitielles, qui donnent

le matériel formatif des cellules urticantes. Dès lors la mésoglée apparaît, d'origine endodermique et la limite, entre les cellules interstitielles de



FIG. LXIII. Stade *actinula* jeune. La cavité gastro-vasculaire se forme par dégénérescence en plusieurs points de cellules endodermiques. L'ectoderme à plusieurs couches de cellule apparaît. $\times 300$.

l'ectoderme et les cellules endodermiques, encore inégale devient très nette. L'embryon est alors au stade planula dans lequel un seul tentacule apparaît, l'autre se formant plus tard comme l'ont d'ailleurs observé LENDENFELD (1883) chez *Eucopeella campanulata* et CLAUS (1882) chez *Chrysaora*.

Au stade suivant (fig. LXIII) le côté tourné vers la paroi du gonophore et qui est encore convexe verra sa partie médiane s'amincir en une seule couche de cellules qui formeront, en s'écartant, la bouche. Le côté opposé, d'abord concave, parce que appliqué sur le spadicé, va s'arrondir et s'étirer en sens inverse. A ce moment apparaît la cavité gastro-vasculaire. En effet, on voit à plusieurs endroits les cellules endodermiques centrales dégénérer, pendant que les cellules endodermiques placées contre la mésoglée s'allongent, deviennent cylindriques et

s'ordonnent en un épithélium endodermique régulier. De la sorte, prennent naissance, de nombreuses petites cavités qui se réunissent de proche en proche, pour donner la cavité digestive de l'embryon (fig. LXIV).



FIG. LXIV. Stade *actinula* adulte. Les cellules endodermiques se sont disposées en épithélium et les tentacules à axe plein sont formés. $\times 300$.

A ce stade, l'embryon possède deux tentacules formés dans un plan équatorial. Bientôt apparaissent quatre autres tentacules portant ainsi

à 6 le nombre des tentacules formant la couronne équatoriale. Au-dessous d'eux, se produit alors l'étranglement annulaire, qui divise le corps de l'embryon et la cavité interne en une partie antérieure ou supérieure et une partie postérieure ou inférieure. Les phénomènes ultérieurs du développement, jusqu'à la fixation de la jeune actinule pour devenir polype, ont été déjà décrits dans le développement de l'œuf normal.

CHAPITRE XX

L'ŒUF GÉANT DANS LA SÉRIE ANIMALE

§ I. — L'œuf géant de l'*Ascaris Megalocephala*

L'œuf géant, formé par la fusion de plusieurs ovocytes et contenant plusieurs noyaux, a été décrit par SALA (1895), ZUR STRASSEN (1898) et KAUTZSCH (1913), chez l'*Ascaris mégalocephala* ; par BOVÉRI (1914) chez l'*Oursin* et par DONCASTER (1914) chez *Abbraxas grossulariata*.

Je laisse de côté le type *Echinoderme*, où on a signalé, comme accidentelle, la présence d'œufs géants, parce qu'il ne semble pas que chez eux les phénomènes de maturation aient été suivis.

Chez l'*Ascaris mégalocephala*, il se forme par fusion des œufs doubles qui s'unissent quelquefois avant, quelquefois après la fécondation.

Pour SALA (1895) l'union de deux œufs se produit, parce que deux ovogonies de dernière génération ne se séparent pas ; dès lors, l'œuf a deux noyaux et se comporte comme l'œuf normal, formant quatre globules polaires, deux pour chaque noyau, et est fécondé par un spermatozoïde. Ainsi, ces œufs contiennent, une triple série de chromosomes. Mais SALA n'a pas poursuivi leur développement. Il peut aussi se produire des œufs doubles ou triples par l'action du froid, fécondés, d'après SALA, par un nombre de spermatozoïdes variable, mais jamais ne se poursuit le développement de l'embryon.

ZUR STRASSEN (1898) pense que le froid augmente le nombre d'œufs doubles, mais n'en est pas la seule cause. Cette union d'œufs se produit ordinairement avant la formation de la membrane de fécondation, mais peut aussi se produire après, les deux membranes se fusionnant ensemble

et le protoplasma et le noyau de l'un des œufs passant dans l'autre forme ainsi une seule masse sphérique.

KAUTSCH (1913) croit à une seule interprétation de tous les cas observés car, dit-il, si l'on range les œufs fusionnés suivant les stades successifs de formation des globules polaires, on s'aperçoit que les stades les plus jeunes sont toujours sans membrane. Il est donc improbable que l'union des œufs se produise lorsque la fécondation est opérée et que la membrane est formée.

Lorsque la segmentation a commencé à se produire, KAUTZSCH et ZUR STRASSEN admettent que deux œufs peuvent s'unir pour former un embryon plus grand, sphérique ou ovale.

ZUR STRASSEN a suivi la segmentation d'œufs doubles, fusionnés à un stade voisin. La segmentation de ces œufs doubles est le plus souvent très irrégulière, à cause de la présence de deux noyaux femelles séparés et de un ou deux noyaux spermatiques. Lorsqu'il y a deux noyaux spermatiques, on trouve deux fuseaux bipolaires ou un fuseau multipolaire avec chromosomes distribués très irrégulièrement. Lorsqu'il y a un seul spermatozoïde, il se forme un fuseau régulier avec 6 chromosomes à la métaphase, provenant des trois noyaux présents dans l'œuf. On trouve souvent des œufs géants présentant un clivage normal indiquant que le développement est normal. Dans d'autres cas, si deux spermatozoïdes ont pénétré, le clivage peut être normal s'il se forme un seul fuseau. Dans certains œufs d'*Ascaris*, la présence de 8 chromosomes indique nettement qu'il y a eu pénétration de deux spermatozoïdes. Par conséquent, l'œuf géant peut former des embryons *tri* ou *tétraploïdes*.

D'après ZUR STRASSEN, deux œufs peuvent unir leur protoplasme et probablement aussi leurs deux noyaux, pour produire un seul embryon de taille double.

§ II. — L'œuf géant d'*Abraxas Grossulariata*

Chez les *insectes*, il a été observé un seul cas d'œuf à double noyau, c'est celui d'*Abraxas grossulariata* décrit par DONCASTER (1914). Il trouve, chez cette espèce de *lépidoptère*, certains individus qui ont des œufs à deux noyaux. Chaque noyau expulse ses globules polaires et ainsi réduit, chaque noyau s'unit étroitement avec un noyau spermatique. Ces œufs d'*Abraxas*, à double fécondation, ne sont pas plus grands que les œufs normaux et produisent un seul embryon, de grandeur normale. Le mode de formation de ces œufs, à double noyau, est assez obscur. Cepen-

dant, il est logique de penser que, dans le follicule ovarien de l'*insecte*, la cellule centrale qui devient l'œuf se fusionne avec une des cellules nourricières qui l'entoure, et ainsi se forme une cellule œuf à deux noyaux, ou *œuf double*. Malgré cela, la taille de l'œuf à deux noyaux est semblable à celle de l'œuf normal, ce n'est donc pas à proprement parler un œuf géant. Cette fécondation de l'œuf géant d'*Abraxas grossulariata*, qui est une double fécondation puisque les deux noyaux sont fécondés chacun par un spermatozoïde, doit être comparée à la *double fécondation des phanérogames* car nous pouvons écrire :

Œuf double d'Abraxas = œuf + cellule nourricière du follicule.

Dans le grain de pollen, il y a deux gamètes mâles, qui sont les deux noyaux qui vont opérer la double fécondation : l'un, le *noyau générateur*, se fusionne avec le noyau de l'*oosphère* pour former le noyau de l'œuf *origine de l'embryon*, c'est le *noyau fécondateur* proprement dit ; l'autre, le *noyau végétatif*, se fusionne avec le *noyau secondaire du sac embryonnaire*, donnant ainsi un *second zygote* qui forme l'*albumen* dont se nourrit l'embryon, donc :

Œuf de phanérogame = oosphère + noyau secondaire
du sac embryonnaire.

Si dans *Abraxas*, le noyau fourni par la cellule folliculaire, qui se fusionne avec l'œuf, est destiné à la nutrition de l'embryon, comme c'est le cas chez les *hyménoptères* parasites, la comparaison est alors complète puisque, comme chez les *phanérogames*, la *double amphimixie* donne un noyau de conjugaison qui devient l'*embryon* et un *trophonucléus* qui forme l'*albumen* ou la substance dont se nourrit l'embryon. Malheureusement cette observation n'a pas encore été faite.

CHAPITRE XXI

LA POLYEMBRYONIE

§ I. — Historique

La polyembryonie est la division d'un embryon qui provient d'un œuf fécondé en plusieurs embryons secondaires, qui deviennent des individus adultes.

La polyembryonie peut être spécifique, expérimentale ou accidentelle. Chez les *Hydriaires* on ne connaît pas de cas de polyembryonie. La seule chose décrite est la fusion de 2 ou 3 blastules observée par METSCHNIKOFF (1886) chez *Mitrocoma annae*, et c'est le phénomène contraire.

La polyembryonie spécifique des hyménoptères parasites est bien connue depuis les travaux de MARCHAL (1904) sur l'*Encyrtus fuscicollis*, travaux vérifiés et complétés par SILVESTRI (F.), MARTIN (F.) et PATTERSON (J.-T.).

D'après MARCHAL, l'œuf parasite d'*Encyrtus fuscicollis* divise son noyau, qui donne deux sortes de noyaux : au stade cinq, il y a un gros noyau irrégulier, ou *paranucléus*, qui est l'ébauche du futur *amnios* et quatre petits noyaux qui sont des *noyaux formatifs*. Le premier indice de la polyembryonie se traduit à la fin de l'hiver, par le groupement des noyaux formatifs embryonnaires en petites masses distinctes qui sont une indication à peine ébauchée de la dissociation de l'œuf. Celle-ci va devenir définitive, un peu plus tard. L'œuf s'accroît avec rapidité et se transforme en un complexe germinal, vers le début du printemps. Ce complexe germinal est un véritable *cordon polyembryonnaire*, qui finit par être bourré de larves, entassées de façon quelconque ou disposées sur 2 ou 3 rangs, larves qui se développent aux dépens des liquides nutritifs élaborés par le *trophamnios*.

Nous avons donc, dans le développement de l'œuf d'*Encyrtus fuscicollis*, un stade où l'œuf est *plurinucléé*, stade auquel se passe la fragmentation de l'œuf, pour donner la polyembryonie. Fait important à signaler, nous trouvons chez la *Tubulaire*, les mêmes stades caractéristiques. Le stade *plurinucléé* de l'œuf se rencontre lorsque l'œuf de la *Tubulaire* est complètement formé et c'est bien à ce stade aussi que se produit la polyembryonie de la *Tubulaire*, par fragmentation en œufs secondaires, eux-mêmes plurinucléés. Donc, chez les hyménoptères parasites comme d'ailleurs chez la *Tubulaire*, l'œuf au début de son évolution a des noyaux de deux sortes : l'un *germinal*, qui est celui qui donne l'*embryon*; l'autre *trophique* ou *trophonucléus*, représenté chez la *Tubulaire* par les *pseudocellules* qui servent à nourrir l'*embryon*.

SILVESTRI (F.), dans une série de beaux travaux, découvre l'origine et décrit l'évolution du trophonucléus, chez les hyménoptères parasites. Chez *Lithomastix truncatellus*, l'œuf fécondé ou parthénogénétique forme deux globules polaires qui restent dans la partie antérieure de l'œuf. Le premier globule polaire se divise en deux globules polaires secondaires

qui se réunissent au deuxième globule polaire pour former le noyau polaire ou *paranucléus*. Seule, la partie postérieure de l'œuf donne les cellules embryonnaires, en subissant une segmentation totale. Le noyau polaire se multiplie par mitose et donne un grand nombre de noyaux qui restent plongés dans l'ovoplasme.

Chez *Lithomastix*, le processus de polyembryonie diffère de celui décrit par MARCHAL chez *Encyrtus*. Un seul œuf de *Lithomastix*, donne naissance à un millier de larves sexuées qui se transforment en adultes et à quelques centaines de larves asexuées qui sont détruites.

Chaque larve sexuée ou asexuée est entourée de deux involucre concentriques : l'un externe, formé par l'ovoplasme, contenant tous les noyaux polaires, c'est le *trophamnios* ; l'autre interne, formé par une couche de cellules détachées par délamination de la morule embryonnaire.

Chez *Encyrtus Mayri* Masi, le *trophamnios* formé toujours aux dépens des trois globules polaires fusionnés et de l'ovoplasme antérieur entoure complètement l'embryon, non entouré d'un kyste adventice dérivant des tissus de l'hôte.

Chez *Encarsia partenopea* Masi et chez *Prospaltella conjugata* Masi, le *trophonucléus* formé par fusion des trois globules polaires se présente quelque temps sous forme de petite masse chromatique qui ne se divise pas et ne forme pas de *trophamnios*.

Chez *Prospaltella Berlesei* How., le noyau de l'œuf donne un seul globule polaire qui ne se divise pas et devient *trophonucleus*, le noyau de l'ovocyte II devenant noyau de segmentation. Le *trophonucleus* ne donne pas de *trophamnios*.

Chez *Anaploëdea luna* Girault, le *trophonucleus* se reconnaît encore, à la formation du blastoderme, mais ne prend aucune part au développement de l'œuf.

Enfin chez *Platygaster dryomyioe*, après la formation du *trophonucleus* par fusion des globules polaires le plus souvent en deux masses chromatiques inégales, le noyau de l'œuf délimite autour de lui une couche de cytoplasme fin et forme la première cellule de segmentation. Ainsi, l'œuf se divise en *cellule embryonnaire* et *trophamnios* qui l'entoure complètement. Un peu plus tard, le *trophamnios* étant entouré lui-même par le kyste adventice formé par les tissus de l'hôte.

MARTIN (F.), chez *Encyrtus fuscicollis* et PATTERSON chez *Paracopidosmopsis*, voient aussi la formation du *trophamnios* s'opérer aux dépens des globules polaires.

Il est donc aujourd'hui parfaitement démontré que, chez certains *hyménoptères* parasites, les globules polaires non expulsés de l'œuf, donnent naissance à un organe transitoire, le *trophamnios*, qui est employé à la nutrition de l'œuf. SCHRADER vient de démontrer que, chez *Pseudococcus citri*, les globules polaires persistent d'une manière définitive dans le corps de l'embryon.

L'œuf de *Pseudococcus citri* élimine normalement ses deux globules polaires, que l'on trouve à la périphérie du cytoplasme de l'œuf, sous la forme de deux noyaux contenant, l'un 5 chromosomes bivalents, l'autre 5 chromosomes monovalents. Ces deux noyaux se fusionnent en un noyau unique qui a, par conséquent, 15 chromosomes qui deviennent visibles. Le noyau unique se divise par mitose deux fois de suite et donne 4 cellules géantes qui continuent à se multiplier, mais avec plus d'irrégularité, sans division du cytoplasme, avec de nombreuses anomalies fusoriales et dont les noyaux peuvent avoir un grand nombre de chromosomes. Le noyau germinale donne, en se divisant, le vrai blastoderme, dont les cellules ont toujours le nombre normal de chromosomes de l'espèce. Ce blastoderme finit par entourer complètement les cellules géantes, reléguées au pôle antérieur de l'œuf, englobant les *champignons symbiotiques* qui ont contaminé l'œuf et formant ainsi le *corps ovale* situé près de l'ébauche de la glande génitale.

Dans l'œuf géant de la *Tubulaire*, les noyaux centraux provenant de pseudocellules, après avoir fait leur réduction chromatique par mitoses dégénératives, se fusionnent pour donner des noyaux géants contenant un grand nombre de chromosomes et, une fois la fécondation opérée, les mitoses de segmentation seront multipolaires et auront aussi beaucoup de chromosomes avec anomalies fusoriales et indivision cytoplasmique, comme chez les cellules géantes de *pseudococcus*. C'est donc quelque chose de comparable.

La *polyembryonie expérimentale* a été obtenue par SCHULZE (1894), chez la *grenouille*, par LOEB (J.) (1895) chez l'*oursin* et enfin par BATAILLON (1900) chez la *Lamproie*. Pour BATAILLON, chez la *Lamproie*, il y a développement spontané de deux larves complètes aux dépens d'un œuf unique par *blastotomie originelle*. Ces œufs dans les conditions physiologiques spéciales, dont la principale est le changement de pression osmotique, isolent leurs deux premiers blastomères, chacun devenant un embryon. C'est pourquoi BATAILLON dit : « En somme, si préalablement on augmente la pression osmotique de l'œuf par des concentrations suffi-

santes et isotoniques de sel ou de sucre, la différence exagérée au contact de l'eau pure détermine la séparation des blastomères et leur évolution isolée en autant d'ébauches distinctes ».

Plus loin, il conclut « En tout cas, l'observation et l'expérimentation permettent d'attribuer à la plupart des formations doubles ou multiples une origine précoce. Cette origine serait dans la séparation mécanique des premiers blastomères sous l'influence d'un excès de pression osmotique. »

Dans la *polyembryonie d'Encyrtus*, tous les individus qui dérivent du même œuf sont du même sexe, donnant naissance à 100 mâles ou à 100 femelles, ce qui induit MARCHAL à conclure que la détermination du sexe se fait dans l'œuf d'une façon très précoce, avant le début du développement embryonnaire.

Chez *Platygaster*, PATTERSON (J.-E.) (1921) observe que la progéniture issue d'un œuf unique n'est pas entièrement du même sexe, mais le plus fréquemment renferme les deux sexes en nombre variable. Après CUÉNOT (1899), MARCHAL admet que la détermination précoce est fort répandue, dans le règne animal, et que le cas des *jumeaux vrais* en est une preuve chez les *mammifères*. Les jumeaux vrais de l'homme sont réunis dans un même chorion et l'on doit admettre qu'ils se sont développés dans les mêmes conditions que les larves jumelles de *Petromyzon Planeri*, vues par BATAILLON (1900), c'est-à-dire par séparation de l'œuf en deux parties, à un stade précoce de la segmentation, phénomène que BATAILLON appelle la *blastotomie spontanée*. Les jumeaux vrais de l'homme sont aussi toujours du même sexe.

La *polyembryonie spécifique* des *Tatous* a été étudiée par ROSNER (1901), CUÉNOT (1903), FERNANDEZ (1909) qui a solutionné définitivement la question en concluant que tous les embryons d'une même portée de *Tatusia hybrida* Desm., proviennent du développement d'un seul œuf.

§ II. — Polyembryonie de la Tubulaire

Devons-nous considérer la polyembryonie de la Tubulaire comme accidentelle ou spécifique ? *T. mesembryanthemum* est la seule espèce de Tubulaire qu'on puisse se procurer à Cette à n'importe quel moment, les autres espèces étant rares ou absentes. Il est raisonnable de penser pouvoir trouver les causes de sa polyembryonie naturelle par l'expérimentation. Malheureusement, il est très difficile de faire vivre cette *Tubulaire* en aquarium, pendant le temps nécessaire, parce qu'elle

exige non seulement une eau constamment renouvelée, mais encore une eau courante ; c'est pourquoi, on ne la trouve que fixée à peu de profondeur sur les parois des canaux, sous les ponts, là où le rétrécissement du canal produit une augmentation de vitesse considérable de courant, allant, soit vers la mer, soit vers l'étang. On trouve encore la Tubulaire recouvrant sous forme d'un véritable tapis toutes les embarcations petites ou grandes qui se déplacent très fréquemment dans la mer ou dans les

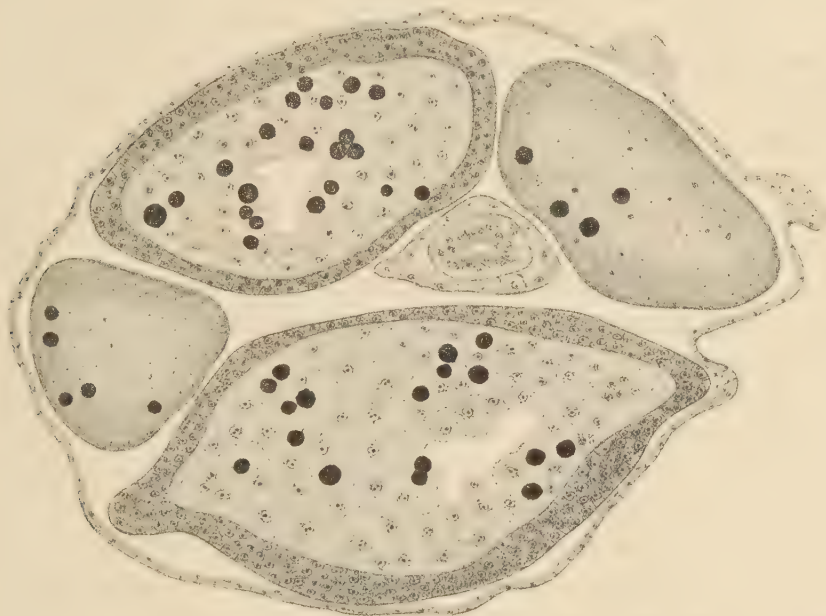


FIG. LXV. Gonophore à œuf géants : 2 générations d'œufs dont une composée de 2 actinules qui vont être mises en liberté. $\times 150$.

canaux. Il est donc impossible, chez cette espèce, de réaliser la polyembryonie expérimentale.

Chez *Tubularia mesembryanthemum* de Cette, on trouve autant d'œufs géants polyembryonnaires que d'œufs normaux monoembryonnaires. Je pense même que, dans le même gonophore femelle, une génération peut donner un œuf normal monoembryonnaire, la génération suivante un œuf géant polyembryonnaire. On rencontre, en effet, assez souvent, une génération représentée par un seul embryon, tandis que la suivante ou la précédente en ont plusieurs. Cette constatation dépend de la multiplication plus ou moins intense des ovocytes non employés, qui donne une masse plus ou moins considérable pouvant former, soit un œuf géant,

soit un œuf normal; cela tient aux conditions de nutrition plus ou moins favorables du gonophore. Cependant, j'ai constaté, le plus souvent, que le gonophore femelle à œufs géants avait deux générations seulement, chacune à plusieurs embryons (fig. LXV).

On peut donc dire que chez *T. mesembryanthemum* la polyembryonie est accidentelle ou spécifique, puisqu'elle est aussi fréquente que la monoembryonie qui elle-même est spécifique ou accidentelle. Dans les autres cas étudiés précédemment, elle se produit plus ou moins tôt, mais toujours après la fécondation de l'œuf, soit avant la formation des feuillets germinatifs, soit après. Ici, la polyembryonie se produit d'une façon très précoce, bien avant la maturation, lorsque l'œuf a fini son grand accroissement. L'œuf géant possède alors dans son sein une énorme réserve de matériaux nutritifs provenant des ovocytes englobés, matériaux qu'il peut très bien utiliser, au fur et à mesure de ses besoins, conditions nécessaires mais insuffisantes à la polyembryonie. Y a-t-il changement de pression osmotique pour déterminer, non pas la segmentation des blastomères de BATAILLON, mais la fragmentation de l'œuf ?

Le 20 octobre 1924, de 14 à 15 heures, j'ai prélevé une série d'échantillons d'eau de l'étang de Thau (étang des Eaux Blanches et Grand Étang) du canal de la Bordigue qui réunit l'étang à la mer, et de la mer elle-même. L'analyse pour déterminer la dose des chlorures en NaCl et le P H a été effectuée, séparément, par M. DESFEMMES, chimiste en chef du Laboratoire du Ministère des Finances, à Cette, et par mon fils CHARLES BENOIT, chef du Laboratoire de Chimie Biologique de la Faculté de Médecine de Montpellier. Les résultats, concordants à un décigramme près, donnent pour :

Eau de la mer.....	33 gr. 4	et pour le PH	7,5
Eau du canal.....	34 gr. 8	— —	7,6
Eau de l'étang des Eaux Blanches.	35 gr. 6	— —	7,7
Eau du grand étang.....	36 gr. 4	— —	7,8

D'autre part, un échantillon d'eau prélevé au milieu du grand étang, le 10 juin 1924, à 10 heures du matin, et analysé par M. DESFEMMES ne présentait que 33 gr. 6 de chlorures par litre en Na Cl.

Cette quantité de chlorures en Na Cl varie donc d'une façon très sensible dans l'eau de l'étang. Généralement inférieure à la quantité de chlorures contenus par litre dans l'eau de mer, elle peut devenir égale ou même supérieure, ainsi que le démontre l'analyse de l'eau prélevée le

20 octobre dernier. Il y a changement de pression osmotique, l'eau de l'étang étant à certains moments hypotonique, à d'autres, hypertonique. Ce changement de pression osmotique, pouvant être la cause de la fragmentation de l'œuf géant de la Tubulaire, rendrait sa polyembryonie comparable aux faits de *Blastotomie* de BATAILLON.

On pourrait de même la rapprocher de la polyembryonie due au parasitisme de MARCHAL et de SILVESTRI, puisque le sérum dans lequel l'insecte met ses œufs à développer a des conditions osmotiques différentes, déterminant ainsi un changement de pression osmotique.

Nous avons vu que les embryons des cas de polyembryonie étudiés jusqu'ici, provenant d'un même œuf et d'une même portée, étaient tous et toujours du même sexe. En est-il de même dans les embryons provenant de l'œuf géant de *T. mesembryanthemum* ? S'il était possible de répondre par l'affirmative, la détermination du sexe serait faite avant la fécondation.

La polyembryonie très précoce de l'œuf géant de la Tubulaire se présente sous un jour nouveau et s'expliquera peut-être, si l'on fait intervenir un facteur nouveau dont l'importance n'échappera à personne. Nous ne pouvons considérer cet œuf comme ayant valeur d'une cellule simple. L'évolution de cet œuf nous montre que nous devons le considérer comme un *complexe polyénergide*, puisque en dehors de son cytoplasme provenant de la fusion pure et simple des cytoplasmes des ovocytes englobés, il renferme un certain nombre de noyaux qui n'ont pas dégénéré et joueront le rôle de pronucléus, dont ils auront toute l'évolution. L'œuf d'*Encyrtus*, de Tatou, ou d'homme a valeur de cellule monoénergide et il serait difficile de comprendre et d'admettre sa polyembryonie avant la fécondation. L'œuf de la Tubulaire est un complexe polyénergide, qui a valeur de plusieurs cellules monoénergides et il est presque naturel de comprendre et d'admettre comme possible sa polyembryonie avant la fécondation, puisque chaque œuf secondaire a valeur d'une et même de plusieurs cellules monoénergides.

CHAPITRE XXII

COMPARAISON ENTRE LES PHÉNOMÈNES MONTRÉS PAR LES ŒUFS
DE TUBULAIRE ET CEUX DES MAMMIFÈRES DANS L'ATRÉSIE

§ I. — Historique

Certainement, ceux qui ne connaissent que les *Vertébrés*, auront l'idée que les œufs géants de *Tubularia mesembryanthemum* ressemblent singulièrement aux œufs atrésiques et, comme eux, sont voués à la dégénérescence. Cette idée nous est venue à nous-même et c'est pourquoi nous avons suivi minutieusement leur sort, afin de bien établir que malgré les phénomènes apparemment dégénératifs qu'ils présentent, ils finissent par évoluer, pour donner des embryons, des actinules normales. Assurément, nous n'avons pas suivi le sort de ces actinules, mais puisqu'elles ne différeraient pas des autres, on est en droit de penser qu'elles donnent définitivement des Tubulaires.

Il n'est pas inutile, néanmoins, de rappeler les phénomènes connus dans l'atrésie des *mammifères*, tant ils ressemblent, à certains égards, à ceux de la *Tubulaire*.

En 1894, HENNEGUY (L.-F.) voit la dégénérescence de l'ovule des *mammifères* se traduire par la formation d'un fuseau de direction et d'un globule polaire, suivie quelquefois d'une segmentation parthénogénétique qui s'arrête très tôt. La vésicule germinative a sa chromatine qui se décompose en fragments irréguliers se dispersant dans le cytoplasme et se comportant comme autant de petits noyaux, puisqu'ils donnent chacun une petite figure karyodiérétique rudimentaire, sans centrosomes. Le cytoplasme se fragmente en masses inégales, à noyaux multiples ou sans noyaux.

En 1900, BONNET conclut à l'absence de parthénogénèse dans le développement de l'œuf des *mammifères*. Pour lui, dans l'œuf de *mammifère* non fécondé, les mitoses observées par les divers auteurs ne sont pas des mitoses de segmentation, mais des *mitoses de maturation anormales*, de sorte que les œufs multicellulaires décrits et figurés par ces mêmes auteurs sont le résultat d'une fragmentation dégénérative et non d'une segmentation.

SPULER (A.) (1901), dans l'œuf non fécondé de *cobaye* ayant expulsé un globule polaire, décrit à son centre des figures mitotiques et il soutient que ce sont des mitoses de segmentation, parce qu'à ce stade l'ovulation normale avait lieu. Il décrit aussi un œuf de *cobaye* non fécondé avec deux globules polaires expulsés et une mitose au centre de l'œuf, qu'il considère comme une mitose parthénogénétique, malgré que les deux globules polaires expulsés représentent très probablement la division du premier globule polaire.

VAN DER STRICHT (1901), chez la *Chauve-souris*, montre que l'ovule frappé d'atrésie présente des transformations nucléaires et vitellines. Les transformations nucléaires se traduisent par des anomalies des globules polaires, l'atrophie ou la fragmentation dégénérative des noyaux. Les premiers globules expulsés par les ovocytes, dans les follicules atrésiques, sont souvent beaucoup plus gros que ceux que l'on rencontre dans les ovocytes qui font une maturation normale. Ils peuvent avoir la même grosseur que l'ovocyte II chez *Vesperugo* et *Vespertilio*. On y rencontre aussi des fuseaux de maturation tri ou tétrapolaires, mais rarement des fuseaux séparés dans un même œuf. La vésicule germinative peut disparaître, par simple atrophie, sans produire de premier fuseau de maturation. Elle peut aussi subir une fragmentation dégénérative, en deux ou plusieurs noyaux de volume très inégal qui s'atrophient plus tard. Quelquefois le deuxième fuseau de maturation se déplace vers l'intérieur et chacun des chromosomes du fuseau se détache, constituant autant de petits noyaux isolés.

La disparition du vitellus s'opère, soit par atrophie, soit par fragmentation dégénérative en petites sphères vitellines, qui se détachent et disparaissent plus tard par atrophie. De même, le cytoplasme peut se fragmenter en fragments anucléés, de taille variée. Tous les œufs ne disparaissent pas ainsi, un petit nombre évoluent d'une autre façon : des ovocytes expulsent le premier globule polaire, puis entrent en mitose et donnent naissance à deux cellules égales ayant chacune un noyau semblable. Ces deux cellules-filles entrent en mitose et donnent quatre cellules égales et uninucléées. Ces mitoses peuvent encore avoir lieu et ainsi on peut avoir des ovocytes II divisés en 8 et même 10 cellules égales. Ces cellules ne diffèrent des blastomères normaux que par leur nombre réduit de chromosomes, puisque les chromosomes paternels manquent. Donc les recherches de VAN DER STRICHT sur l'atrésie ovulaire, chez la *chauve-souris*, prouvent qu'il y a des cas rares, où la division de l'ovocyte II

doit être considérée comme un début de segmentation parthénogénétique.

LOEB (L.) (1903) observe un œuf de *cobaye* sans membrane pellucide, qui est divisé en cellules très inégales, les unes grosses, renfermant de 3 à 6 noyaux clairs, les autres petites, à un seul noyau. Une de ces petites cellules a son noyau en mitose, au centre de l'œuf. Le fuseau de cette mitose est dépourvu de rayons astériens et a les dimensions d'un fuseau polaire. C'est pourquoi NEWMANN (1913) interprète cette mitose centrale comme une mitose de globule polaire, dans un œuf subissant la fragmentation dégénérative.

RUBASCHKIN (1906), d'après ses observations sur le *cobaye*, conclut que toutes les mitoses de l'œuf non fécondé sont plus ou moins des mitoses de maturation anormales, et non des mitoses de segmentation. Comme VAN DER STRICHT, il voit quelquefois des fuseaux pluripolaires, sur lesquels s'orientent les chromosomes, donnant naissance à plus de deux noyaux. Il y a donc, pour lui, dans l'œuf atrésique de *cobaye* fragmentation dégénérative et non segmentation parthénogénétique.

SANSOM (1920), après avoir étudié l'ovulation chez *Microtus amphibius*, est amené à penser que la vraie parthénogénèse a lieu d'une façon limitée et qu'elle est complètement distincte du processus de dégénérescence qui se montre, par la production dans l'œuf de masses multinucléées et par la fragmentation du cytoplasme. Cette fragmentation dégénérative est la destinée de tous les œufs qui ne peuvent atteindre leur maturité par suite de la situation défavorable du follicule dans l'ovaire, situation qui lui procure une nutrition insuffisante, ou bien des œufs qui, devenant mûrs, ne sont pas évacués en dehors de leur follicule, par suite du manque de stimulant nécessaire pour provoquer l'ovulation. Il paraît probable que l'ovulation est en rapport avec la copulation et qu'elle apparaît seulement après la copulation. Des femelles, sacrifiées à l'époque du rut et non fécondées, montraient des ovaires dont les grands follicules subissaient l'atrésie et dont la trompe de FALLOPE ne contenait pas de spermatozoïdes. Voici, d'après SANSOM, quelle est la cause du développement parthénogénétique. L'œuf enfermé dans un follicule atrésique a une vitalité qui persiste pendant un temps variable et, malgré le nombre énorme de cellules en dégénérescence que ce follicule contient, cette vitalité permet à l'œuf d'accomplir les premiers stades du développement. Le premier globule polaire est expulsé et se divise mitotiquement en deux parties inégales. Le deuxième globule polaire se forme, mais par suite du manque de stimulant nécessaire pour la pénétration du sper-

matozoïde, le deuxième globule polaire n'est pas expulsé. Alors le premier fuseau de segmentation prend naissance, soit aux dépens du deuxième fuseau polaire, soit « *de novo* ». La première segmentation se termine et donne deux blastomères égaux dans un plan perpendiculaire au plan de séparation du premier globule polaire. Ces deux blastomères se divisent et donnent le stade à 4 cellules. Les blastomères formés éliminent un nombre variable de petites masses deutoplasmiques qui sont avec le globule polaire expulsé absorbées ou détruites par les cellules folliculaires. A ce moment, les conditions d'atrésie dans le follicule sont si avancées que le développement ne peut être poussé plus loin. Les phagocytes pénètrent dans l'œuf pour hâter la cytolyse, la dégénérescence nucléaire et la fragmentation, de sorte que cet œuf en dégénérescence se montre constitué par une masse très colorée dans laquelle se trouvent un certain nombre de noyaux, aux divers stades de la dégénérescence. Dans la grande majorité des œufs, l'atrésie a atteint le côté supérieur avant que la première division de maturation soit effectuée.

BRANCA (1923) étudie l'ovaire de la *chatte* et celui de la *chauve-souris*. Chez la *Chatte*, à tous les stades de la vie sexuelle, on trouve des phénomènes de division anormale, qui se présentent sous deux aspects principaux, reliés entre eux par des formes de passage : 1° il peut y avoir multiplication de noyaux dans le cytoplasme qui ne se divise pas ; les noyaux produits étant le plus souvent différents de taille, les uns pycnotiques et alors très petits, les autres sous forme de vésicules plus ou moins grosses, claires, à fines granulations chromatiques. Ces noyaux peuvent être accolés ou séparés. Ils se multiplient par mitose caractérisée par un fuseau grêle de fibres parallèles tronquées brusquement vers leur extrémité ; 2° ou bien le cytoplasme s'est divisé en segments pouvant être égaux ou très inégaux. Les grands segments peuvent avoir plusieurs noyaux à structure normale, les petits segments n'en ont ordinairement pas. Chacun de ces noyaux a une évolution autonome, dans un cytoplasme commun. Ces deux cas ci-dessus forment pour BRANCA un premier type, dans lequel l'ovocyte se fragmente et cette fragmentation est le prélude de la dégénérescence qui commence à se manifester sur le noyau. D'autres fois, l'ovocyte se segmente, formant des blastomères de taille sensiblement égale et possédant chacun un seul noyau. On trouve souvent de petites cellules entre la membrane pellucide et la masse des blastomères, cellules que BRANCA interprète comme globules polaires. D'après cela, la segmentation serait précédée par la maturation dans l'œuf parthénogéné-

tique. Cependant BRANCA n'est pas éloigné de croire, que la segmentation dans l'œuf parthénogénétique peut, dans certains cas, s'effectuer sans maturation, car au stade à deux blastomères il n'a pas, quelque fois, trouvé de globule polaire, mais peut-être avaient-ils déjà disparu ? Donc deux types d'évolution de l'œuf nettement opposés : dégénérescence fragmentaire et segmentation parthénogénétique, avec des caractères particuliers, dans chacun de ces processus. Mais ces deux types d'évolution ont la même destinée : la fusion terminale de toutes les cellules, avec altération visible des noyaux ; la membrane pellucide devient plus épaisse et le follicule atrésique est rempli par un îlot hyalin.

Chez la *chauve-souris*, BRANCA a observé surtout des phénomènes de segmentation parthénogénétique. Il n'y a aucune différence entre les blastomères de l'œuf parthénogénétique et les blastomères de l'œuf fécondé. Ils sont d'abord toujours égaux avec noyau unique et normal, puis apparaissent des différences dans leur structure, car les noyaux des blastomères d'œufs parthénogénétiques se multiplient sans que leur cytoplasme se divise, de sorte qu'il y a bientôt des cellules multinucléées qui se fusionnent par disparition des membranes de séparation et les noyaux dégénèrent.

En résumé, BRANCA conclut que si chez les *vertébrés* inférieurs, à la division parthénogénétique, fait suite une ontogénèse, c'est parce que cette division garde toujours l'allure d'une segmentation vraie, tandis que si, chez les *mammifères*, la division parthénogénétique n'est pas suivie d'ontogénèse, c'est parce que cette division commence comme une segmentation, mais s'achève très tôt, sous l'aspect d'une dégénérescence.

§ II. — Conclusion

Comme il est facile de s'en rendre compte, nous trouvons un grand nombre de faits analogues, dans l'œuf atrésique des mammifères et l'œuf géant de la Tubulaire. Dans les deux, nous constatons la présence de fuseaux multipolaires de réduction et de segmentation, la multiplicité des fuseaux de réduction, la présence des fuseaux de réduction au centre de l'œuf, enfin la présence de cellules plurinucléées dans l'œuf en développement.

La présence de fuseaux multipolaires de réduction et de segmentation est admise par la plupart des auteurs qui considèrent, comme BONNET et RUBASCHKIN, que dans l'œuf atrésique des *mammifères* toutes les mitoses

de segmentation sont des mitoses de maturation anormales et admettent, avec VAN DER STRICHT et RUBASCHKIN, la présence de fuseaux de maturation tri ou tétrapolaires donnant plus de deux noyaux. Dans l'œuf géant de la *Tubulaire*, j'ai décrit la présence de fuseaux de maturation tripolaires (fig. 34, pl. IV) et la présence de fuseaux de segmentation multipolaires dans la figure LIX. On trouve, par conséquent, dans l'œuf atrésique, comme dans l'œuf géant (fig. LIII), de nombreux fuseaux de réduction périphériques. Les rapports sont encore beaucoup plus étroits, lorsque NEWMAN, chez le *Cobaye* et VAN DER STRICHT, chez la *Chauve-souris* ayant décrit une mitose de maturation centrale, j'ai pu, malgré son invraisemblance apparente, décrire la même mitose, répétée plusieurs fois dans le même œuf géant⁸ (fig. LIII).

Les cellules plurinucléées signalées par LOEB dans l'œuf atrésique de *cobaye*, par SANSOM dans celui de *Microtus amphibius*, et par BRANCA dans celui de la *chauve-souris*, je les retrouve dans le développement de l'œuf géant. Enfin la multiplication des noyaux dans le cytoplasme non divisé de l'œuf atrésique de la *chatte*, avec noyaux différents de taille, accolés ou séparés et fuseaux grêles tronqués brusquement, tous ces faits se réunissent d'une façon frappante dans l'œuf géant (fig. LIV).

Ainsi donc, l'histologie de ces deux œufs, œuf de mammifère et œuf géant de *Tubulaire*, est tout à fait analogue. D'autre part, d'après PFLUGER (1863), LINDGREN (1877), BONNET (1884) et VIRCHOW (1887), les cellules folliculaires du follicule de DE GRAAF des *mammifères* pénètrent normalement dans l'œuf pour le nourrir. Ces cellules folliculaires, en se divisant, contribuent donc à fournir des fuseaux de réduction ; mais alors, les phénomènes sont tout à fait comparables, puisque les cellules folliculaires sont cellules-sœurs des ovocytes, comme chez la *Tubulaire* les pseudo-cellules sont des noyaux d'ovocytes.

De sorte que ces rapports analogues font en somme que l'œuf atrésique des *mammifères* est, en l'état actuel de nos connaissances, ce qui se rapproche le plus de l'œuf géant de la *Tubulaire*. Cependant, une différence fondamentale les éloigne l'un de l'autre, puisque l'œuf atrésique des *mammifères* est fait d'un seul ovocyte, tandis que l'œuf géant de la *Tubulaire* est formé par la fusion de nombreux ovocytes.

CHAPITRE XXIII

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

§ I. — Myriothèle

Le gonophore de la Myriothèle prend naissance sur le blastostyle, sous la forme d'une évagination endodermique. *Le glockenkern ou nodule médusaire se forme aux dépens d'une cellule interstitielle endodermique*, dont la multiplication donne un bourgeon plein de cellules, qui se creuse ensuite et s'isole par une membrane anhiste. La cavité, d'abord sphérique, s'aplatit, donnant la cavité de l'ombrelle. Le glockenkern est recouvert latéralement par la lamelle endodermique, qui donne l'ébauche du canal circulaire et des canaux radiaires.

Le gonophore mâle se différencie par l'apparition de cellules génitales primordiales formées aux dépens de l'épithélium externe du spadice et donnant des spermatogonies par amitose. La couche supérieure de la masse germinale s'aplatit et devient l'épithélium sous-ombrelle. Le gonophore mâle augmente de taille et s'individualise en s'étranglant à la base, pendant que l'évolution de la spermatogénèse se produit.

Le gonophore femelle se différencie par la formation dans le plancher de la vésicule médusaire de cellules génitales primordiales, donnant par mitose des ovogonies qui se multiplient, augmentent de volume, leur dernière génération étant l'ovocyte I. *Le gonophore femelle est moins évolué que le gonophore mâle.* L'œuf se forme par deux modes différents : 1° par vacuolisation et accroissement de l'ovocyte situé dans l'axe du gonophore. Les noyaux des ovocytes fusionnés dégèrent, d'abord complètement, se pulvérisant dans le cytoplasme ; plus tard, ces noyaux forment les pseudocellules. La vésicule germinative de l'œuf est formée par le noyau de l'ovocyte privilégié ; 2° par formation d'aires plasmodiales, dont chacune est formée par la fusion de plusieurs ovocytes. Ces aires grossissent en absorbant les ovocytes voisins, arrivent au contact et se fusionnent. Les noyaux des ovocytes dégèrent sauf un, pour chaque aire d'abord, puis finalement, il ne reste que le noyau placé dans l'axe du gonophore, qui devient vésicule germinative de l'œuf.

La dégénérescence des pseudocellules se produit par karyorhexis.

D'abord complète aux premiers stades de formation de l'œuf, elle est de moins en moins accusée aux derniers stades.

La formation de l'œuf chez la Myriothèle se ramène au cycle normal de l'ovogénèse des métazoaires. Il en est de même pour la maturation, mais ici l'émigration de la tache germinative et sa disparition dans le cytoplasme sont précoces, puisqu'elles ont lieu, dès le début de la phase du grand accroissement de l'œuf. La maturation de l'œuf est précédée de l'apparition du centrosome à la partie externe de la membrane nucléaire qu'il digère, et pénètre à l'intérieur du noyau, où il se divise, formant le fuseau avec ses asters. La membrane nucléaire disparue, il se produit une véritable *épuration nucléaire*, par passage d'une grande partie de la chromatine du noyau dans le cytoplasme, la taille des fuseaux de maturation n'étant nullement en rapport avec la taille considérable du noyau de l'œuf. *La formation des deux globules polaires a lieu d'une façon normale* et la reconstitution du noyau après l'expulsion du premier résulte de la fusion de vésicules (karyomérites), qui très probablement, représentent chacune un chromosome. Le pronucléus femelle petit, perd son ovo-centre et émigre vers le centre de l'œuf.

Les spermatozoïdes mûrs passent du gonophore mâle dans la cavité gastro-vasculaire, pour arriver dans le spadice du gonophore femelle et de là dans l'œuf. Le spermatozoïde laisse sa queue à l'extérieur, devient pronucléus mâle qui progresse, son centrosome étant toujours en arrière de lui. Vers le centre de l'œuf, il rencontre le pronucléus femelle et s'accole à lui, formant le noyau de conjugaison entouré de sphérules vitellines bourgeonnantes.

Le premier fuseau de segmentation étant minuscule, la division cytoplasmique ne se produit pas immédiatement. *Le premier clasper se fixe à l'œuf lorsque celui-ci a huit noyaux.* Au stade de 32 noyaux, ceux-ci se rapprochent de l'hémisphère dont le clasper occupe le centre et la segmentation cytoplasmique peut se produire à cet endroit, réduisant de plus en plus le plasmode indivis. L'œuf étant au stade morula se détache du blastostyle, mais est saisi par un second clasper.

Le stade planula apparaît par différenciation de l'ectoderme à plusieurs couches de cellules et formation de la mésoglée, délimitant une partie centrale, remplie de cellules formant l'endoderme. A son intérieur, il se forme des cavités partielles, réunies par des ponts de cellules qui dégèrent progressivement et constituent la grande cavité gastro-vasculaire, remplie de liquide nutritif et délimitée par une seule assise de cellules qui

est le nouvel endoderme à nombreuses villosités. L'embryon est au stade plano-gastrula.

L'œuf, au lieu d'être mis en liberté, reste dans sa coque et pousse des tentacules provisoires, par invagination de l'ectoderme extérieur, suivie de dévagination. Les tentacules définitifs se forment par processus inverse. La larve actinule s'allonge, différencie à sa partie postérieure un cône de fixation et à sa partie antérieure un cône buccal avec bouche, par écartement des cellules. La larve devient polype, les tentacules provisoires se flétrissent et tombent d'avant en arrière, les tentacules définitifs se développent et augmentent de nombre. Les blastostyles apparaissent délimitant le gonosome.

L'hermaphrodisme se présente chez la Myriothèle sous différents aspects. Le gonophore hermaphrodite, qui n'était pas connu, peut, suivant les circonstances, évoluer dans deux directions totalement opposées comprenant trois cas particuliers, bien distincts.

1° *Le gonophore jeune est hermaphrodite non fonctionnel et se transforme en gonophore mâle fonctionnel : donc hermaphrodisme primitif et transitoire.*

2° *Le gonophore adulte est rempli d'ovocytes égaux ; il devient hermaphrodite transitoire, grâce à la pénétration à travers la mésoglée de petits noyaux germinatifs endodermiques qui se multiplient par mitose, formant les spermatogonies. Celles-ci entourent les ovocytes dont elles provoquent la dégénérescence et donnent finalement un gonophore mâle fonctionnel.*

3° *Le gonophore adulte est rempli d'ovocytes égaux, sauf un plus grand qui donne l'œuf. Celui-ci occupe une moitié latérale du gonophore, après sa fusion avec les ovocytes placés de ce côté ; dans l'autre moitié pénètrent les petits noyaux germinatifs endodermiques du cas précédent, qui provoquent la dégénérescence des ovocytes voisins et font toute l'évolution de la spermatogénèse.*

Ce gonophore femelle devient ainsi gonophore hermaphrodite normal et fonctionnel avec autofécondation étroite : donc hermaphrodisme secondaire, par transformation des éléments femelles.

§ II — Tubulaire.

Le gonophore de la Tubulaire prend naissance sous la forme d'une évagination du blastostyle, intéressant les deux feuillets primordiaux. Le *glockenkern a*, comme point de départ, une cellule interstitielle endoder-

mique, dont le multiplication donne un bourgeon plein qui augmente de volume, s'isole au moyen d'une membrane anhiste, puis se creuse d'une cavité sphérique qui s'aplatit, pour donner la cavité de l'ombrelle.

Le gonophore mâle se différencie et atteint vite ses dimensions définitives. Les cellules basilaires de la vésicule médusaire se multiplient, formant un massif de spermatogonies qui donnent toute l'évolution de la spermatogénèse, par un processus débutant inférieurement et à la partie externe du gonophore, pour se poursuivre progressivement vers les parties supérieure et interne. Ici, le sperme mûr fait éclater l'épithélium sous-ombrellaire qui le recouvre et les spermatozoïdes passent à l'extérieur, par l'ouverture du gonophore, libre ou incomplètement bouchée par le manubrium.

L'évolution du gonophore femelle est plus lente et le nombre de produits génitaux est comme toujours, beaucoup plus petit. Les cellules génitales primordiales donnent sur place, des ovogonies qui se multiplient, remplissent la cavité, leur dernière génération donnant l'ovocyte I caractéristique. Celui-ci prend bientôt sa structure de repos.

Ce gonophore femelle ainsi décrit ne se rencontre que chez les très jeunes Tubulaires. On observe chez la *Tubulaire* adulte, deux espèces de gonophores : 1^o le petit gonophore qui donne l'œuf normal ; 2^o le grand gonophore qui donne l'œuf géant. Chez les Tubulaires âgées, on trouve jusqu'à 4 ou 5 générations d'œufs, à des stades divers de développement : à chaque formation d'œuf, il reste quelques ovogonies qui reconstituent le massif germinal qui formera l'œuf suivant. Il se forme ainsi cinq œufs, qui donnent cinq larves, mises en liberté au fur et à mesure de leur complet développement.

Œuf normal. — La formation de l'œuf normal se fait suivant deux modes différents, présentant toutes les transitions.

1^o Le point de départ est une cellule unique ; 2^o Le point de départ est plusieurs cellules.

Dans le premier cas, l'ovocyte privilégié placé dans la zone apicale du gonophore, vacuolise son cytoplasme, et se fusionne progressivement avec les ovocytes voisins, formant un amibe gigantesque qui entoure le spadice. Dans le deuxième cas, plusieurs ovocytes privilégiés placés contre l'endoderme du spadice forment en se vacuolisant les aires plasmodiales qui se fusionneront d'abord avec les ovocytes voisins et finalement entre elles.

Ainsi, dans les deux cas, les cytoplasmes des ovocytes s'additionnent

et les premiers noyaux absorbés dégénèrent très vite par karyorhexis. La dégénérescence devenant plus lente, les noyaux des derniers ovocytes englobés sont à peine transformés et forment les pseudocellules.

La vésicule germinative de l'œuf est le noyau de l'ovocyte privilégié qui se rapproche de la périphérie et perd sa tache germinative. La membrane du noyau disparaît et le spirème se découpe *en 16 chromosomes, qui deviennent 8 chromosomes bivalents*. Le premier fuseau de maturation se forme, parallèle à la surface de l'œuf, et le premier globule polaire expulsé se divise en deux globules polaires secondaires. L'expulsion du deuxième globule polaire suit immédiatement celle du premier sans stade de repos, semble-t-il, de sorte que la division des dyades donne des chromosomes monovalents.

Le pronucléus femelle se déplace vers le centre de l'œuf, son ovocentre disparaît. Les spermatozoïdes, mis en liberté dans l'eau, passent par l'ouverture du gonophore femelle et arrivent au contact de la paroi de l'œuf qui vient d'être rejeté dans la cavité de la cloche. Un spermatozoïde pénètre et devient pronucléus mâle très chromatique. Les deux pronucléi se rencontrent, au centre de l'œuf, s'appliquent l'un contre l'autre et la membrane de séparation disparaît. Le pronucléus mâle pénètre ainsi finalement dans le pronucléus femelle.

Le synkaryon gagne la périphérie de l'œuf. La fécondation peut se faire à la périphérie, lorsque le spermatozoïde pénètre au voisinage du pôle d'expulsion des globules polaires. La première mitose de segmentation est parallèle à la surface de l'œuf et le premier plan de clivage s'ébauche, sous forme d'un sillon perpendiculaire au fuseau. La segmentation est totale, irrégulière, présentant deux modes différents, avec tous les intermédiaires : 1° la division du noyau est immédiatement suivie de la division du cytoplasme ; 2° il y a multiplication des noyaux d'abord, puis apparaît la segmentation cytoplasmique progressive, allant du pôle animal au pôle opposé.

Dans le premier mode, il se forme une blastula, avec cavité de segmentation très réduite. L'endoderme se forme en plusieurs endroits à la fois, par division transversale des blastomères donnant alors une planula. La mésoglée apparaît et l'ectoderme se divise en deux couches de cellules. L'embryon forme d'abord les deux premiers tentacules, puis s'allonge et différencie la région buccale et la région postérieure de fixation. L'endoderme se creuse de petites cavités, qui se réunissent de proche en proche pour former la cavité gastro-vasculaire. Le cercle équatorial

de 6 tentacules apparaît ensuite ; la bouche se forme et autour d'elle quatre petits tentacules buccaux proéminent. C'est le stade actinula qui se déplace et sort par l'ouverture du gonophore, puis se fixe pour devenir polype.

Œuf géant. — Comme dans l'œuf normal, il y a dans l'œuf géant *les deux mêmes modes de formation* avec, comme point de départ, un ou plusieurs ovocytes privilégiés. L'œuf géant formé, il apparaît à sa surface une ou deux incisures transversales, qui s'approfondissent et le découpent en deux ou trois œufs secondaires. C'est une polyembryonie très spéciale, qui ne peut être comparée à aucun des cas connus : *polyembryonie des insectes* de MARCHAL, *blastotomie spontanée* de BATAILLON, *polyembryonie accidentelle* des jumeaux, ou *polyembryonie des Tatous* de CUÉNOT et de FERNANDEZ.

Dans chaque œuf secondaire, il y a plusieurs noyaux : le noyau normal et les noyaux des derniers ovocytes englobés à peine modifiés. Tous ces noyaux entrent synchroniquement en maturation et expulsent leur premier globule polaire. La première mitose de maturation du noyau normal ne présente rien de particulier, mais celle des autres noyaux montre des chromosomes agglutinés en une ou plusieurs masses chromatiques irrégulières. Il en est de même pour la formation et l'expulsion du deuxième globule polaire.

Fréquemment, on constate la présence de fuseaux de maturation polycentriques. Certains noyaux périphériques de l'œuf expulsent leurs globules polaires par amitose, chaque noyau, dans ce cas, expulsant un seul globule polaire qui se divise en deux globules polaires secondaires inégaux.

La maturation finie, l'œuf secondaire contient une dizaine de pronucléi femelles monoénergides, dont les ovocentres dégénèrent. Ces pronucléi se fusionnent, pour donner finalement un pronucleus monoénergide et deux ou trois pronucléi polyénergides, manifestation de la loi de BRACHET sur la fusion des pronucléi.

L'œuf secondaire, contenant plusieurs pronucléi de valeur différente, il y a polyspermie naturelle suivie de polyfécondation, tandis que, dans la polypsermie expérimentale ou dans la polyspermie physiologique, l'embryon est monospermique. Il pénètre dans l'œuf un certain nombre de spermatozoïdes en plusieurs endroits ou au même endroit. Celui qui pénètre près du pôle animal donne le pronucleus mâle monoénergide. Les autres se vacuolisent, se rapprochent, s'accolent pour former un ou plusieurs faisceaux de spermatozoïdes qui forment un polykaryon mâle,

autour duquel apparaissent les spermocentres, en nombre égal à celui des spermatozoïdes qui l'ont formé.

Il y a ensuite, dans chaque œuf secondaire, copulation des pronucléi mâles et femelles. Deux polykaryons mâle et femelle, de même valeur, arrivent au contact, aplatissent leur paroi commune. Les spermocentres se divisent et tandis qu'un des spermocentres fils reste accolé au polykaryon mâle, l'autre va se fixer au pôle opposé, à la surface du polykaryon femelle. Le polykaryon mâle paraît contenir beaucoup plus de chromatine que le polykaryon femelle.

La fécondation s'opère, par la pénétration du polykaryon mâle, dans l'intérieur du polykaryon femelle. La fécondation des deux pronucléi, mâle et femelle, monoénergides, s'opère comme dans l'œuf normal.

Après la fécondation, il y a dans chaque œuf secondaire : 1° un noyau de conjugaison du noyau normal de l'œuf, donnant un fuseau bipolaire et une mitose normale ; 2° un ou plusieurs noyaux de conjugaison provenant de la copulation des polykaryons mâles et femelles, donnant des fuseaux multipolaires, avec mitoses multipolaires.

Tous ces noyaux de conjugaison émigrent d'un même côté de l'œuf. Les diverses premières mitoses de segmentation montrent des chromosomes de forme très différente.

La segmentation de l'œuf secondaire a toujours lieu, suivant le deuxième mode, c'est-à-dire que la karyokinèse des noyaux n'est pas immédiatement suivie de cytodiérèse. Les noyaux formés se répandent à la périphérie de l'œuf, *formant des mitoses multipolaires tendant de plus en plus vers la mitose normale.*

Le nombre de noyaux augmente et leur distribution devient plus régulière. La segmentation cytoplasmique se produit extérieurement, différenciant un ectoderme, puis un endoderme, séparés par la mésoglée qui se forme. L'embryon est au stade planula. Les autres stades de développement sont les mêmes que ceux décrits pour l'œuf normal.

Les œufs géants de la Tubulaire et les œufs atrésiques des mammifères, malgré leurs analogies nombreuses, présentent une différence fondamentale puisque l'œuf atrésique est formé par un seul ovocyte, tandis que l'œuf géant est formé par la fusion d'un grand nombre d'ovocytes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les travaux concernant directement la Myriothèle ou la Tubulaire sont marqués d'un astérisque (*).

- 1860-62. AGASSIZ (L.). Contributions of the natural history of the Acalephoe of North America, III (xi-301 p., 19 pl., Boston) (1860.) — IV (viii-380 p., 35 pl., Boston) (1862.)
1865. AGASSIZ (A.). North American Acalephoe. (*Illustrated catalogue of the Mus. of comp. Zool. of Harvard Collège*, Vol. VI, Cambridge (1865.))
1900. ALLEN CARRIE (M.). A contribution to the Development of *Parypha crocea* (*Biol. Bull.*, Vol. I, p. 291-315, pl. 1-3.)
1871. ALLMAN (G.-J.). A monograph of the gymnoblastic or Tubularian hydroids London.
- *1875. — On the structure and development of *Myriothela*. (*Philos. transact.*, Vol. CLXV, p. 549-576, pl. LV-LVIII.)
1903. ANCEL (P.). Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helic pomatia*. *Thèse Sciences, Nancy* (1903.)
1920. — Sur l'hermaphrodisme glandulaire. (*C. R. S. B.* 1920, n° 37, p. 1642.)
1913. APSTEIN (J.). Beiträge zur Kenntniss der Leptomedusen (*Zoolog. Jahrb.*, Bd XXXVI, Abt. Anat., p. 579-616, 2 taf.)
1895. BALBIANI. Sur la structure et la division du noyau chez le *Spirochona gemmipara*. (*Ann. Microgr.*) T. VII.
1879. BALFOUR (F.-H.). A treatise on comparative Embryology. London Mc Millan, trad. française (1883.)
1914. BALTZER (F.). Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechts dimorphismus bei *Bonelia*. (*Mitt. Zool. St. Neapel*, Bd. XXII, p. 1) (1914).
- 1900 a. BATAILLON (E.). Blastotomie et larves jumelles chez *Petromyzon Planeri*. (*C. R. A. S. Paris*, T. CXXX, p. 1201-1202.)
- 1900 b. — Pression osmotique de l'œuf et polyembryonie expérimentale. (*C. R. A. S. Paris*, T. CXXX, p. 1480-1482.)
1914. BECKWITS (CORA JIPSON). The genesis of the plasma structure in the egg of *Hydractinia echinata*. (*Journ. morphol.* Vol. XXV, p. 189-251, 8 pl.)
1911. BEDOT (M.). Notes sur les Hydroïdes de Roscoff. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, [5], T. VI, p. 201-228, pl. XI.)
- *1844. BENEDEN (P.-J. VAN). Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la côte d'Ostende. (*Nouveaux Mémoires de l'Académie royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, T. XVII (1844.))

1867. — Recherches sur la faune littorale de *Belgique*. 1^{re} partie. Recherches sur l'histoire naturelle des polypes qui fréquentent les côtes de *Belgique*, T. XXXVI (1867.)
1874. BENEDEN (ED. VAN). De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire ; caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon, hermaphroditisme morphologique de toute individualité animale, essai d'une théorie de la fécondation. (*Bull. de l'Acad. de Bruxelles*, T. XXXVII.)
- *1914. BENOIT (P.). La formation du gonophore chez *Tubularia indivisa*. (*C. R. A. S. Paris*, T. CLVIII, p. 888.)
- *1921. — Les gonophores femelles de *Tubularia mesembryanthemum* (Allm.). *C. R. A. S. Paris*, T. CLXXIII, p. 171.)
- *1923. — L'ovogénèse et la segmentation de *Myriothela Cocksii* (Vigurs). (*C. R. A. S. Paris*, T. CLXXVI, p. 1836.)
- *1923. — Les globules polaires de l'œuf de *Tubularia mesembryanthemum* Allm. (*C. R. A. S. Paris*, T. CLXXVII, p. 287.)
- *1923. — Le gonophore hermaphrodite de *Myriothela Cocksii* (Vigurs). (*C. R. A. S. Paris*, T. LXXXIX, p. 507, 4 fig.)
1875. BERGH. Studien die erste Entwicklung des Eies von *Gonothyrea Loveni*. (*Morphologisches Jahrbuch Leipzig*, V, 1 (1879.)
1907. BIGELOW (H.-B.). Studies on the nuclear Cycle of *Gonionemus Mürbachii*. (*Bull. Mus. Harvard Collège*, Vol. XLVIII, p. 287-399, 8 taf.)
- *1921. BILLARD (A.). Note sur la Biologie et la régénération de la *Myriothèle*. (*Bull. Soc. Zool. de France*, T. XLVI, p. 12.)
- *1899. BLACKBURN (W.). *Myriothela phrygia* a Tubularian Hydroïd. (*Trans. Manchester. Microsc. soc.* 1898, p. 58-63, 1 pl.)
1834. BLAINVILLE (DE). Manuel d'Actinologie *Paris* (1834.)
1894. BONNET (R.). Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer gewonnen aus Schafei. (*Arch. Für Anat. Entwickl* (1884.)
1900. — « Giebt es bei Wirbeltieren Parthenogénésis ? » (*Erg. Anat. u. Ent.*, Bd. IX.)
1898. BONNEVIE (KRISTINE). Zur systematik der Hydroïden. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, T. LXIII.)
- 1910 a. BRACHET (A.). Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de *Rana fusca*. (*Arch. Zool. exp.* [5], XI, fasc. I, 1-100.)
- 1910 b. — La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation. (*Arch. f. entwicklungsmechanik*, T. XXX, 1910.)
1917. — L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse. *Paris, Doin* (1917.)
1923. BRANCA (A.). Dégénérescence fragmentaire et segmentation parthénogénétique dans l'ovaire des Mammifères. (*La Cellule*, T. XXXIV, 1^{er} fasc.)
- 1891 a. BRAUER (A.). Ueber die Entwicklung von *Hydra*. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, Vol. LII, p. 169-217, pl. IX-XII.)
- *1891 b. — Ueber die Entstehung der Geschlechtsprodukte von *Tubularia mesembryanthemum*. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, Vol. LXX, p. 551-580, pl. XXXIII-XXXV.)

- *1915. BROCH (HJALMAR). Hydroïd undersuchungen IV : Beiträge zur Kenntniss der Gonophoren der *Tubulariden*. (*Meddels Trondhjems biol. Stat.* n° 7, *Kgl. norske Vid. Selsk Skrift*, n° 2 (1914.)
- 1907. BROOKS (W.-K.) et RITTENHOUSE (S.). On *Turritopsis nutricula* (Mc. Crady). (*Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. XXXIII, p. 429-469, pl. XXX-XXXV.)
- 1914. BRUCKNER. Beiträg zur Kenntniss von *Perigonimus cidaritis* (Weissman) und *Gemmaria implexa* var. *napolitana* (Hargitt). (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, Bd. CXI, p. 445-505, 2 taf., 24 fig.)
- 1911. BUCHNER (P.). Ueber hermaphrodite Seesterne. (*Zool. Anz.*, Bd. XXXVIII, p. 315) (1921.)
- 1920. BUJARD (E.). Un cas complexe d'hermaphrodisme vrai chez le *Porc*. (*C. R. des séances de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, Vol. XXXVII, n° 3) (1920.)
- 1921 a. — De la genèse des ovotestis chez les Mammifères. (*C. R. S. B.*, n° 3, p. 114) (1921.)
- 1921 b. — Structures atypiques de deux ovotestis de porc. (*C. R. S. B.*, n° 3, p. 112) (1921.)
- 1894. BUNTING (M.). The origine of the sex cells in *Hydractinia* and *Podocoryne*; and the Development of *Hydractinia*. (*Journ. Morph.*, Vol. X, p. 203-236, pl. IX-XI.)
- 1898. CARNOY ET LEBRUN. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (*La Cellule*, T. XIV.)
- *1878. CIAMICIAN (G.). Zur frage über die Entstehung der Geschlechtstoffe bei den Hybriden. (*Zeitschr. für Wiss. Zool.*, Vol. XXX.)
- *1879. — Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum*. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Vol. XXXII, p. 323-340, pl. XXVIII-XXIX.)
- *1864. CLARCK (H.-J.). « *Tubularia* not Parthenogenuos. » (*American Journal of sciences and arts*, XXXVII (1864.)
- 1860. CLAUS (C.). Ueber *Physophora hydrostatica*. (*Zeitsch. für Wiss. Zool.*, Bd X, p. 295-332, pl. XV-XVII.)
- 1863. Neue Beobachtungen über die structur und Entwicklung der Siphonophoren. (*Zeitsch. für. Wiss. Zool.*, Bd XII (1863.)
- 1877. — Studien über Polypen und Quallen der Adria I Acalephen. (*Denkschriften der Wiener Akad. Math. Nat.*, XXXVIII, Bd I.)
- 1882. — Die Entwicklung der Aequiriden Eies. (*Zool. Anz. Jahrg.* [5], pp. 284-288.)
- 1899. COE (W.-R.). The maturation and fertilisation of the egg of *Cerebratulus*. (*Zool. Jahrb.*, T. XII.)
- 1882. CONN (H.-W.). Development of *Tubularia cristata*. (*Zool. Anz. Jahrg.*, V, p. 483-484.)
- 1898. CUÉNOT (L.). L'hermaphrodisme protendrique de l'*Astérina gibbosa* et ses variations suivant les localités. (*Zool. Anz.*, Bd XXI, p. 273) (1898.)
- 1899. — Sur la détermination du sexe chez les animaux. (*Bull. Scient. France et Belgique*, T. XXXII, p. 462-535.)

1903. — L'ovaire du tatou et l'origine des jumeaux. (*C. R. S. B.*, Vol. LV, p. 1391-1392.)
1923. DALCQ (A.). Recherches sur la physiologie de l'œuf en maturation (avec 5 tableaux, 2 graphiques dans le texte et les planches II-III-IV). (*Archives de Biologie*, T. XXXIII, fas. 1.)
1901. DELAGE (Y.) et HEROUARD (E.). Traité de zoologie concrète, T. II, 2^e partie : les Coelentérés (72 pl. en couleur et 1102 figures *Rheinwald*, Paris.)
1902. DELAGE (Y.). Quelques expériences et observations sur les Astéries. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, T. X, p. 237 (1902).)
1911. DELSMANN (H.-C.). Ueber die Gonophoren von *Hydractinia echinata*. (*Zool. Anz.*, Bd. XXXVII, p. 211-215, 15 fig.)
- *1896. DOFLEIN (Fr.). Die Eibildung bei *Tubularia* (*Zeitsch. für. Wiss. Zool.*, Vol. XLII, p. 61-73, pl. II.)
1897. — Karyokinèse des spermakerns. (*Arch. Mikr. Anat.*, T. L.)
1914. DONCASTER. — On the relation between chromosomes sex limited transmission and sex determination in *Abraxas grossulariata*. (*Journ. of. génétic.* IV, p. 1 (1914).)
1905. DOWNING (E.-R.). The spermatogénésis of *Hydra*. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, Bd. XXI, p. 379-426, 3 pl.)
1908. — The ovogénésis of *Hydra fusca*. (*Biol. Bull.*, Vol. XV, p. 63-66.)
1918. DUBOSCQ (O.). *Selysina perforans*. Description des stades connus du sporozoaire de *Stolonica* avec quelques remarques sur le pseudovitellus des statoblastes et sur les cellules géantes. (*Arch. Zool. exp.*, T. LVIII, f. 1.)
1845. DUJARDIN (Félix). Mémoire sur le développement des Méduses et des Polypes hydriques. (*Annales des Sciences Naturelles* [3], n° 4, p. 257-281, pl. XIV-XV (1845).)
1885. DUVAL (M.). Sur la segmentation sans fécondation dans l'ovule de l'espèce humaine. (*L'homme, journal des sciences anthropologiques*, p. 129.)
1923. EPHRUSSI (BORIS). Sur la sexualité d'un hydraire *Clava squamata*. (*C. R. A. S. Paris*, T. CLXXXVI, p. 1766.)
1780. FABRICIUS (OTTO). Fauna groenlandica, p. 343.
1913. FAURE-FRÉMIET (E.). Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. (*Arch. d'Anat. micr.*, T. XV, p. 435-757, pl. XII à XIV, 136 fig.)
1909. FERNANDEZ (M.). Beiträge zur Embryologie der Gurtelthiere I Zur Keimblätter inversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita (*Morph. Jahrb.*, T. XXXIX, p. 302-333, 3 f. 4 pl.) *Hafniae et Lipsiae Gottlob Rothe* (1780.)
- *1905. FENCHEL (A.). Ueber *Tubularia larynx* Ellis (*T. coronata* Abilgard. (*Rev. Suisse Zool.*, T. XIII, p. 507-580, 3 taf.)
1885. FLEMMING (W.). Ueber die Bildung v. Richtungs figuren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. (*Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth.*, p. 221.)
1880. FRAIPONT. Recherches sur l'organisation histologique et le développement de *Campanularia angulata*. (*Arch. Zool. expér.*, T. VIII.)
1897. FRANCOTTE (P.). Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. (72 p., 3 pl. *Hayez, Bruxelles* (1897).)

1898. — Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. (*Arch. Zool. expér.* (1898), n° 2 [3], Vol. VI, p. 189-298, pl. XIV-XIX bis.)
1854. GEGENBAUR. Zur Lehre von Generationwechsel und der Fortpflanzung der Medusen und Polypen. (*Verh. der. med. phys. Gesell. zu. Wurzburg* (1854.))
1836. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et chez les animaux. (3 vol., 1 atlas, *Paris Baillière* (1836).)
1892. GERD (.). Zur frage über die Keimblätterbildung bei den Hydromedusen. (*Zool. Anz. Jahrg.*, 15, p. 312-319, 5 fig.)
1888. GIARD (A.). La castration parasitaire. Nouvelles recherches. (*Bull. Scient.*, p. 12 (1888.))
1900. — A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Echinodermes. (*C. F. S. B.*, 4 août 1900.)
1880. GOETTE (A.). Ein neuer Hydroïd Polyp mit. einer neuen art. der Fortpflanzung. (*Zool. Anz.* n° 60 (1880).)
- *1904. — Ueber die Entwicklung der Hydromedusen (*Zool. Anz.*, Bd. XXVII, pl. CDLXXXIII-CDLXXXV.)
- *1907. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, Bd. LXXXVII, p. 1-335, 18 taf.)
1916. — Die Gattungen *Podocoryne*, *Stylactis* und *Hydractinia*. (*Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 39, p. 443-510, 3 taf.)
1902. GOLDSMITH. Untersuchungen über die Eireifung Befruchtung und Zelltheilung bei *Polystomum integerrinum*. (*Zeitsch. für wiss Zool.*, T. LXXI.)
1853. GOSSE. A naturalist's Rambles on the Devonshire coast (1853.)
1855. — *Man. of Marine Zool.*, 19 fig., 25 (1855.)
1917. GOULD (H.-U.) Studies on sex in the hermaphrodite Mollusc *Crepidula plana* I et II. (*Journ. exp. Zool.*, Vol. XXIII, p. 1-70 et 225-250) (1917.)
1875. GROBBEN. Ueber *Podocoryne carnea* (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften*, LXXII (1875.))
- *1897. GRÖNEBERG (GÖSTA). Beiträge zur Kenntniss der Gattung Tubularia. (*Zool. Jahrb. Abth. Anat.*, Vol. XI, p. 61-76. pl. IV-V.)
1923. GUYÉNOT (E.) et Mlle PONSE (K.). Inversion expérimentale des types sexuels dans la gonade du crapaud (*C. R. S. B.*, T. LXXXIX, n° 19, p. 4.)
1852. HACKER (V.). Die Furchung des Eies von *Aëquaorea forskalea* (*Arch. f. Mikr Anat.*, Bd. XL, p. 243-263, taf. 13-14.)
1609. HADZI (JOVAN. Vorversuche zur Biologie von *Hydra* (*Arch. Entw. Mech.*, Bd XXII, p. 38-47, 7 fig.)
1910. — Die Entstehung der Knospe bei *Hydra* (*Arbeiten d. Univers. Wien*, T. XVIII, p. 159-205, 14 fig.)
1911. — Ueber die Symbiose von *Xanthellen* und *Halecium ophioides* (*Biolog. Centralbl.*, T. XXXI.)
- 1882 a. HAMANN (O.). Studien über Coelenteraten (*Iena. Zeitsch.*, Vol. XV.)
- 1882 b. — Der Organismus der Hydropolypen. (*Iena. Zeitsch.*, Vol. XV.)

1883. — Beiträge zur Kenntniss der Medusen (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Bd. XXXVIII, p. 419-429, Taf. 23.)
1887. HAMANN (O.). Die Urkeimzellen (Ureier im Tierreich und ihre Bedeutung) (*Iena. Zeitsch.*, Vol. XXI, p. 516-538.)
- *1891. HARDY (W.-B.). On some points in the histology and Development of *Myrio-thela phrygia* (*Quart. Journ. micr. sc. N. S.*, Vol. XXXII, p. 505-539 pl. XXXVI-XXXVII.)
- 1904 a. HARGITT (Ch.-W.). The Early Development *Eudendrium*. (*Zool. Jarhrb. Abt. Anat.*, Bd. XX, p. 257-276, 3 pl.)
- 1904 b. — The Early Development of *Pennaria tiarella* (*Arch. Entw. Méch.*, Bd XVIII, p. 453-483, 5 pl.)
- 1904 c. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples (*Mittheil. Zool. Stat. Neapel*, Bd XVI, p. 553-585, pl. XXI-XXII.)
1911. — Some problems of Coelenterate ontogeny. (*Journ. morphol.*, Vol. XXII, p. 493-543, 3 pl., 3 fig.)
- *1909. HARGITT (G.-T.). Maturation, fertilization et segmentation of *Pennaria tiarella* (Ayres) of *Tubularia crocea* Ag. (*Bull. Mus. Harvard Collège*, Vol. LIII, p. 161-212, 9 taf.)
1913. — Germ. cells of Coelenterates. (*Journ. Of. Morphol.*, T. XXIV, p. 383-414, 21 fig.)
1916. — Germ. cells of Coelenterates II. Clava leptostyla (*Journ. Of. Morphol.*, Vol. XXVII, p. 85-96, 2 pl.)
1902. HARM (K.). Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata* (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd LXXIII, p. 115-165, taf. 7-9.)
1887. HARTLAUB. Zur Kenntniss der *Cladonemiden*. (*Zool. Anz.*, Vol. X, p. 651-658.)
1909. HARTMANN. Noyaux polyénergides (Polyénergide Kerne) (*Biol. Centr*, T. XXIX, p. 481-487, 491-506, 12 fig.)
1895. HENNEGUY (F.). Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les mammifères et chez quelques autres vertébrés (*Journ. Anat. et Physiol. Paris*, T. XXX, p. 1.)
1911. HERLANT (M.). Recherches sur les œufs di et trispermiques de grenouilles, (*Archives de biologie*, T. XXVI (1911.)
- 1918 a. — Un cas d'hermaphrodisme complet et fonctionnel chez *Paracentrotus lividus* (*Arch. Zool. expér.*, T. LVII, p. 28, 1 fig.)
- 1918 a. — Comment agit la solution hypertonique dans la parthénogénèse expérimentale (Méthode de LOEB) I. Origine et signification des asters accessoires. (*Arch. Zool. Exp.*, Vol. LVII, p. 511, 5 fig.)
1889. HERMANN. Beiträge zur Histologie des Hodens. (*Archiv. Mikr. Anat.*, T. XXXIV,
1878. HERTWIG (O. et R.). Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie (70 p., 3 pl. *Iéna.*)
1894. HERTWIG (O.). Die Zelle und die Gewebe (1892) *Iéna* (*Traduction française par Julin* (1894) *Paris Carré.*)
1911. HERTWIG (PAULA). Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderung in den Kernteilungsfiguren der Eier von *Ascaris megalocephala*. (*Archiv. f. mikroskop. Anat.* Bd LXXVII, II abt., p. 301-311, taf. 13.)

1906. HERTWIG (R.). Ueber Knospung aund Geschlechtentwicklung von *Hydra fusca*. (*Biol. Centrabl.*, Bd XXVI, p. 489-508.)
1905. HILL (M.-D.). Notes on the maturation of the ovum of *Alcyonium digitatum*. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, Vol. IXXL p. 493-505, 7 fig.)
1888. HICKSON (S.-J.). On the sexual Cells and the Early stages in the Development of *Millepora plicata* (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. CLXXIX b., p. 193-294, pl. XXXVIII-XXXIX.)
1890. — On the maturation of the Ovum and the Early stages in the Development of *Allopora*. (*Quart. Journ. Micr. Sci.* Vol. XXX, p. 579-598, pl. XXXVIII.)
1894. — The early stages in the Development of *Disticopora violacea* with a short Essay on the Fragmentation of the nucleus. (*Quart. jour. Micr. Sci.*, Vol. XXXV, p. 129-158, pl. IX.)
1905. HILL (M.-D.). Notes on the maturation of the Ovum of *Alcyonium digitatum*. (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, Vol. XLIX, p. 493-505, 7 fig.)
1868. HINCKS (TH.). A history of the British hydroid zoophytes (2 vol. London (1868).
1864. HOECKEL. Die Familie der Russelquallen (Médusoe Geryonidae) (*Ienaische Zeitsch. f. Naturwiss.*, Bd I (1864.)
1851. HUXLEY (T.-H.). On the anatomy and affinities of the Medusae (*Philosophica transactions* (1849.) (Traduit par J. HAIME dans *Ann. Sc. nat.* [3^e], T. XV (1851.)
1858. — The océanic hydrozoa (*Ray Soc.* [4], 143 p., 12 pl., fig. dans le texte.)
1893. JANOSIK. Atrophie des follicules et conduite étrange de l'ovule. (*Bibliograph. anta.*, T. I, p. 96.)
- *1883. JICKELI (C.-F.). Der Bau der Hydroipolypen. (*Morphol. Jahrb.*, T. VIII (1883.)
1893. KARSTEN. Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. (*Ber. deutsch. Bot. Ges.*, T. XI.)
1913. KAUTZSCH. Studien über Entwicklung Anomalien bei *Ascaris* (*Arch. für. Entw. Mech.*, Bd XXXV, p. 642-691.)
1861. KEFERSTEIN (W.) et EHLERS (E.). Zoologische Beiträge gesammelt im Winter (1859-1860) in Neapel und Messina. I Beobachtungen über die Siphonophoren von Messina. (*Leipzig* [4], p. 1-34, pl. I-V.)
1906. KING (HELEN DEAN). Les effets de la compression sur la maturation et le développement précoce des œufs d'*Astérias forbesii*. (*Arch. Entw. mech.* XXI, p. 97-198, 2 pl.)
1872. KLEINENBERG (N.). *Hydra*. Eine anatomischentwicklungsgeschichtliche Untersuchung (*Leipzig*.)
- *1873. KOCH (G. VON). Vorl. Mittheilungen über Coelenteraten. III, Zur Anatomie und Entwicklung von *Tubularia*. (*Ienaische Zeitschr.*, Bd VII.)
1876. — Mittheilungen über Coelenteraten. (*Morph. Jahrb.* II.)
1911. KOCH (W.). Ueber die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von *Hydra fusca* (Vorläufige Mitteilung). (*Biol. Centralb.*, Bd XXXI, p. 138-144.)

1920. KOHN (A.). Der Bauplan der Keimdrüsen, (*Arch. Entw. Mith.*, Bd XLVII, fasc. I et 2 (1920.))
1922. KNUD SAND. De l'hermaphrodisme expérimental. (*C. R. S. B.*, n° 17, p. 101 (1922.))
1865. KOLLIKER (A.). Icones histologicae II, 1, die Bindesubstanz der Coelenteraten, p. 83-182. (Folio, 10 pl. *Leipzig*.)
1876. KOROTNEFF (A.). Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. (*Arch. Zool. Exp.*, Vol. V.)
- *1878. — Histologische notizen über *Myriothela*. (*Zool. Anz.*, p. 363 (1878.))
- *1879. — Entwicklung der *Myriothela*. (*Zool. Anz.*, p. 187 (1879.))
- *1880 a. — Versuch einer vergleichenden théorie der Coelenteraten (*Myriothela und Hydra*) (Russisch) *Moskau* (1880.).
- *1880 b. — Essai d'étude comparée sur les Coelentérés (en russe). (*Supplément aux C. R. Soc. Natur. Moscou*, n° 2.)
1883. — Zur Kenntniss der Embryologie der *Hydra*. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Vol. XXXVIII.)
- *1888. — Contribution à l'étude des Hydraires. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [2], Vol. VI, p. 21-31, pl. I-II.)
1902. KOSTANECKI. Sur les mitoses anormales pendant la formation des globules polaires dans les œufs fécondés de *Cerebratulus marginatus* (*Bull. international de l'Ac. des Sci. de Cracovie* (1902.))
1902. — Sur la maturation et la fécondation de l'œuf de *Cerebratulus marginatus*. (*Bull. intern. de l'Acad. des Sciences de Cracovie* (1902.))
1868. KOVALEVSKY (A.). Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. (*Göttinger Nachrichten*, p. 154-159.)
1853. KROHN. *Müllers Archiv* (1853.)
- *1910. KUHN (A.). Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Studien zur Ontogenèse und Phylogenèse der Hydroiden. (*Zool. Jahrb.*, Bd. XXX, *Anat.*, p. 143-174, 8 taf., 16 fig.)
- *1899. LABBÉ (A.). L'ovogénèse dans les genres *Myriothela* et *Tubularia*. (*Arch. de Zool. expér.* [3], T. VII, p. 1-32, pl. I et II.)
1920. LACASSAGNE (A.). La question de l'hermaphrodisme chez l'homme et chez les mammifères. (*Gynéc. et Obst.*, Vol. I, p. 273) (1920.)
1883. LENDENFELD (R.). Ueber Coelenteraten der Südsée. IV, *Eucopeella campanularia*. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Bd XXXVIII.)
1906. LILLIE (F.-R.). Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryogenic Development in *Chaetopterus*. (*Journ. experim. Zool.* 1-2, III.)
1912. — Studies on fertilization in *Nereis* III et IV. (*Journal of experimental Zool.*, T. XII.)
1913. — Studies on fertilization (*Journ. exp. Zool.*, Vol. XIV.)
1877. LINDGREN (H.). Über das Verhandensein von wirklichen Porencanälen in der zona pellucida U. S. W. (*Arch. f. Anat. u. Entwick* (1877.))

1895. LOEB (J.). Beiträge zur Entwicklungs mechanik der aus einem Eienstehenden Doppelbildungen. (*Arch. f. Entw. mech.* p. 453 (1895.)
1903. LOEB (L.). Ueber hypertrophische Vorgänge bei der Follikel atresie hebst Bemerkungen über die Oocyten in dem Marksträngen uns über Teilungsercheinungen am Ei in Ovarium des Meerschweinchens. (*Arch. f. mikr. Anat.*, T. LXV.)
1914. LOEB (J.). Cluster formation of spermatozoa caused by spécific substances from eggs. (*Journ. Exp. Zool.*, Vol. XVII, p. 123 (1914.)
1904. MARCHAL (P.). Recherches sur la biologie et le développement des hyménoptères parasites. I, La polyembryonie spécifique ou germinogonie. (*Arch. Zool. expér.* [4], T. 2, p. 257-335, 5 pl.)
1914. MARTIN (F.). Zur Entwisklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Ageniapsis* (*Encyrtus*) *fuscicollis* (Dalm.). (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, CX, p. 419-479) (1914.)
1895. MEAD (A.). Some observations on maturation and fecundation in *Chaetopterus pergamentaceus* Cuv. (*Journ. morphol.*, T. X, 1.)
1880. MEREJKOWSKY (C. DE). Sur l'origine et le développement de l'œuf dans la méduse *Eucope* avant la fécondation. (*Comptes rendus* XC (1880.)
1883. — Histoire du développement de la méduse *Obelia*. (*Bull. soc. Zool. de France*, T. VIII, p. 98-129, pl. V et VI.)
1874. METSCHNIKOFF (EL.). Studien über Entwicklungsgeschichte der Medusen und Siphonophoren. (*Zeitsch f. Wiss. Zool.*, Vol. XXIV.)
1882. — Vergl. Embryologische studien. (*Zeitsch f. Wiss. Zool.*, Vol. XXXVI.)
1910. — MORGAN (T.-H.). Cytological studies on centrifuged Eggs. (*Journ. of. Exp. Zool.* IX, p. 593 (1910.)
1924. — One embryo from two eggs. (*The scientific Monthly*, Vol. XVIII, n° 4, p. 354-371.)
1901. MORGANSTERN (P.). Untersuchungen über die entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allm. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LXX, p. 567-591, taf 25-26.)
1920. MORTENSEN (TH.). On hermaphroditisme in viviparous Ophiurids. (*Acta Zoologica* I, p. 1-18, pl. I (1920.)
1908. MULLER (H.). Untersuchungen über Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LXXXIX, p. 28-30, 3 taf.)
1908. NEUGEBAUR. Hermaphroditismus beim Menschen. (*Leipzig* (1908.)
1913. NEWMAN. Parthenogenetic Cleavage of the *Armadillo* ovum. (*Biological Bull.*, Vol. XXV.)
1900. NICOLAS (A.). Recherches sur l'embryologie des reptiles. II, Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. (*Arch. d'Anatomie microscopique*, T. III.)
1903. — Nouvelles observations relatives à la fécondation chez l'orvet. (*C. R. S. B., Paris* (1903.)
1904. — Recherches sur l'embryologie des reptiles. IV, La segmentation chez l'orvet. (*Arch. de Biol.*, T. XX (1904.)
1887. NUSSBAUM (M.). Beiträge zur Naturgeschichte des genus *Hydra*. (*Arch. Mikr. Anat.*, Vol. XXIX, p. 265-367, pl. XIII à XX.)

1893. — Über geschlechtentwicklung bei Polypen. (*Verhandl. nat. ver. preuss. Rheinl.*, Vol. XLIX) (*Médec. sect.*), p. 40-41.)
1909. — Sur la formation des produits sexuels chez l'hydre. (*Arch. ges. physiol.*, Bd XXX, p. 30-35, 4 fig.)
- *1901. NUTTING (C.-C.). A new method. of reproduction in Tubularian Hydroïds. (*Meet. natur. Chicago*) *Sc. N. S.*, Vol. XIII, p. 377.)
- *1923. OSCHMANN (A.). L'ovogénèse de *Tubularia mesembryanthemum* Allm. (*C. R. S. B.*, T. LXXXVIII, p. 439.)
1921. OUSPENSKY (V.-J.). Action de la température et du jeûne sur le développement des produits génitaux chez *Hydra grisea* (en russe). (*Bull. de l'Institut de Biol. expérimentale* n° 1, Moscou (1921.))
1917. PATTERSON (G. T.). Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. I, Data on the sexes. (*Biol. Bull.*, Vol. XXXIII, p. 291-305.)
1917. — Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. II, Spermatogenesis of males reared from infertilized eggs. (*Biol. Bulletin*, Vol. XXXIII, p. 38-47, 2 pl.)
1917. — Studies on the biology of *Paracopidosomopsis*. III, Maturation et fertilisation. (*Biol. Bull.*, Vol. XXXII, p. 57-62, 2 pl.)
1921. — Sex ratios in *Platyaster*. (*Amer. Natur.*, Vol. LV, p. 181-183.)
- *1913. PÉREZ (Ch.). Observations sur l'ovogénèse et la segmentation des Tubulaires. (*Bull. scient. France-Belgique*, T. XLVI, p. 279-278, 2 pl., 15 fig.)
1904. PERTHES. Versuche über den Einfluss der Röntgen und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. (*Deutsch. Med. Wochenschr* (1904.))
1863. PFLUGER (F.). Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. *Leipzig* (1863.)
1904. PRENANT, BOUIN et MAILLARD. Traité d'histologie. I. (*Paris C. Rheinwald.*)
1901. ROSNER. Sur la genèse de la grossesse gemellaire monochoriale. (*Bull. Académie Sci. de Cracovie*, n° 8, p. 443.)
1906. RUBASCHKIN. « Ueber die Veränderungen den Eier in den Zugrunde gehenden Craaf'schen Follikeln. » (*Anat. Hefte*, Bd XXXII, H. 97.)
1910. RÜCKERT (J.). Über Polyspermie. (*Anat. Anz.*, T. XXXVII (1910.))
1895. SALA (L.). Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalocephala* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Vol. XLIV, p. 422-498.)
1920. SANSOM. Parthenogenesis in the water vole « *Microtus amphibius* ». (*Journ. of. Anat.*, T. LV, p. 1-68.)
1849. SARS. Zoolog. Reise in Lofoten og Finmarken 14 (1849.)
1911. SCHAXEL (J.). Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. (*Zool. Jahrb. Anat.*, 6, 31, 613-656, pl. XXXI-XXXIII (1911.))
1902. SCHNEIDER (K.). Lehrbuch der vergleichenden. Histologie der Tiere (*Jena* 1902.)
1893. SCHOTTLAENDER. Ueber den Graaf'scher Follikel; seine Entstehung beim Mensch und seine Schicksale bei Mensch und Säugethiere. (*Arch. f. mük. Anat.*, T. XLI, p. 219.)

- 1923 a. SCHRADER (FRANZ.). The sex ratio and oogenesis of *Pseudococcus citri*. (*Zeitsch. f. indukt. Abstamm. u. Vererb-Lehre* XXX, 163-182, pl. II-V.)
- 1923 b. — The origin of the mycetocytes in *Pseudococcus* (*Biolo. Bull.* XLV, 279-302, pl. I-III.)
1905. SCHREINER (A. et K.-E.). Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. (*Arch. Biol.*, T. XXXI.)
1880. SCHULIN (K.). Zur Morphologie des Ovariums. (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd XIX (1881.))
1894. SCHULTZE (O.). Die Kunstliche erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer gravitationswirkung. (*Arch. f. entw. mech.*, p. 269-305 (1894.))
1871. SCHULZE (F.-E.) Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allm. nebst bemerkungen über vorkommen und Lebensweise dieses Thieres [4]. (*Leipzig*, 52 p., 6 pl.)
1873. — Über den Bau von *Syncoryne Sarsii*, (*Leipzig* (1873.))
1868. SEMPER (C.). Reisen im Archipel der *Philippinen* (Vol. I, *Leipzig* (1868.))
1906. SILVESTRI (F.). Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I, Biologia del *Lithomastix truncatellus* (Dalm.) (*Portici, Prematio, stab. tip. Vesuviano* (1906.))
1915. — Struttura dell' ovocoe prime fasi di sviluppo di alcuni imenotteri parassiti. *Portici. Prim. stab. tip. Ernesto Della Toore* (1915.))
1921. — Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. V. Sviluppo del *Platyaster dryomyiae* Silv. (*Portici Stab. Tip. Ernest della Torre* (1921.))
1911. SOOS (L.). Dégénération and phagocytosis of the egg cells of the gastropods. (*Annales Musei nationalis Hungarici* IX (1911.))
1901. STRICHT (VAN DER.) L'atrésie ovulaire et l'atrésie du follicule de de Graaf dans l'ovaire de la chauve-souris. (*Verh. d. Anat. Gesell. Bonn.*, p. 108.)
1923. — Etude comparée des ovules des mammifères aux différentes périodes de l'ovogénèse. (*Arch. de Biol.*, T. XXXIII, f. 2, pl. I à XVI.)
1906. STSCHEKANOWZEW (J.). Die Entstehung von *Cunina proboscidea* Metsch. (*Mittheil. Zool. Stat. Neapel*, Bd XVII, p. 433-486, taf. 29-30.)
- *1885. THALWITZ (J.). Ueber die entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. (*Ien. Zeitsch. Naturw.*, Vol. XVIII, p. 385-444, pl. XII-XIV.)
1908. TANNREUTER (G.-W.). The Development of *Hydra*. (*Biol. Bull.*, Vol. XIV, p. 261-280, pl. VIII-XI.)
- *1887. TICHOMIROFF. Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroïden. (*Nachtr. d. k. ges. Liebh. naturst. Anthropol. n. Ethnogr. Moscou.*)
- *1905. TRINCI (G.). L'occite degli Hydroidi durante il periodo di crescita (*Unione zool. ital.*). (*Monit. Zool. Ital.*, Vol. XVI, p. 212-214.)
1907. — Studii sull' oocite dei celenterati durante il periodo di crescita. (*Archiv. Ital. Anat. e embriol.*, Vol. V, p. 533-666, pl. XXXII-XXXVI.)
1882. VARENNE (A. DE). Recherches sur la reproduction des polypes hydriques. (*Arch. Zool. expér.*, Vol. X, p. 611., pl. XXX-XXXVIII.)

1888. VEDJOVSKY (F.). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Heft. I, Reifung Befruchtung und furchung des *Rhynchelmis* Eies (Prag. (1888.)
1898. VEDJOVSKY et MRAZEK. Centrosom und Periplast. (Sitzber-böhm Ges. Wiss.)
1900. VIGUIER (C.). L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les échinodermes. (C. R. A. S. Paris, 2 juillet 1900.)
1849. VIGURS. Rep. Roy. Polytech. Soc. Cornwall.
1887. VIRCHOW (HANS). Durchtreten von Granulosa Zellen durch die Zona pellucida des Säugethiereies. (Archiv. für mikrosk. Anat. Bd XXIV (1887.)
1921. VLÈS et DRAGOIU. Etudes sur la pression osmotique d'arrêt de la division cellulaire. (Arch. de Biologie, T. XXXI, fas., 4, pl. XV et 11 fig.)
1892. WASIELEWSKY. Die Keimzone in den genitalschläuchen von *Ascaris megalocephala*. (Deutsch. med. Woch., T. XLI.)
- *1880 a. WEISMANN (A.). Ueber den Ursprung der geschlechtszellen bei den Hydroïden. (Zool. Anz., n° 61.)
- *1880 b. — Zur Frage nach des Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroïden. (Zool. Anz., n° 55.)
- 1881 a. — Die Entstehung der Eizellen in der Gattung *Eudendrium*. (Zool. Anz., n° 77.)
- *1881 b. — Observations sur l'origine des cellules sexuelles des Hydroïdes. (Ann. Sc. nat., [6], T. XI.)
1901. WILSON. Experimental studies in cytology. II, some phenomena of fertilization and cell division in etherised eggs. (Archiv. für entwicklungsmechanik, T. XIII (1901.)
1904. — The cell in Development and Inheritance (2^e édit. New-York Macmillan, p. 483, 194 fig.)
1859. WRITCH (T. STRETHILL.) Observations on British zoophytes. (Edinb. New. Phil. Journ. Vol. VII, (1858.) oder in Transact. Roy. Physical soc. Edinb. (1857), pl. XIX, fig. 5 und Edinb. N. Ph. J. VIII (1859.)
1902. WÜLFERT (J.). Die Embryonalentwicklung von *Gonothyrea Loveni* Allm. (Zeitsch. wiss. Zool., Bd LXXI, p. 296-327, 3 taf.)
1888. ZUR STRASSEN (O.). Ueber die Riesenbildung bei *Ascaris* Eiern. (Archiv. für Entw. Mech. VII, 4, p. 642-677.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

MYRIOTHELA COCKSI (VIGURS)

- FIG. 1. *Ovocyte* I avec sa vésicule germinative et sa tache germinative chargée de chromatine. $\times 420$.
- FIG. 2. *Ovocyte* privilégié ayant commencé son *grand accroissement* par fusion des autres ovocytes dont on voit les *pseudocellules* à un état très avancé de dégénérescence.
- La tache germinative (*tg*) est devenue *achromatique*, la *chromatine* s'étant fragmentée en blocs irréguliers dispersés sur le réseau de *linéine*. Cette tache germinative (*tg*) sphérique d'abord est devenue ovale. $\times 420$.
- FIG. 3. *Ovocyte* privilégié ayant commencé son *grand accroissement*. La tache germinative plasmatique (*tg*) opère sa migration dans le cytoplasme. Autour de la vésicule germinative des grains chromatiques appliqués contre la membrane nucléaire. $\times 420$.
- FIG. 4. Noyau de l'*ovocyte* vers la fin de la période de *grand accroissement*. Il s'est rapproché de la périphérie et contient un grand nombre de petits *nucléoles plasmatiques* (*np*). $\times 420$.
- FIG. 5. Noyau de l'*ovocyte* se préparant à la maturation. Le cytoplasme qui entoure le noyau étant très délicat, les diverses étapes de la fixation, de la déshydratation, ont produit un grand vide (*v*) entre la membrane externe de l'œuf et le cytoplasme.
- Le *centrosome* apparaît extérieurement au noyau et opère sa pénétration à l'intérieur, en *digérant* la membrane nucléaire ; autour du noyau, de très nombreuses granulations basophiles (*gb*) dernier terme de la dégénérescence des *Pseudocellules*. $\times 1600$.
- FIG. 6. Noyau de l'*ovocyte* à un stade un peu plus avancé que le précédent. La membrane nucléaire a complètement disparu. Le noyau est devenu une masse basophile, dont la périphérie se continue insensiblement avec le cytoplasme.
- Le *centrosome* a pénétré au centre du noyau et s'est divisé en deux *centrosomes filles*, qui s'écartent, formant l'ébauche du premier fuseau de maturation. $\times 1600$.
- FIG. 7. Le premier *globule polaire* (*gp*) expulsé est englobé dans la membrane anhiste (*ma*) de l'œuf. On remarque à ses deux pôles l'ébauche des deux *asters* de la *mitose* qui donnera deux *globules polaires* secondaires. Les *chromosomes* restés dans l'œuf s'organisent chacun en une *vésicule*, avant de reconstituer le noyau de l'*ovocyte* II. $\times 1600$.
- FIG. 8. Le premier *globule polaire* (*gp*) expulsé est en *mitose*, avec ses *chromosomes* sur la plaque équatoriale. Le deuxième fuseau de maturation, tronqué au pôle supérieur, sans *aster* visible, est formé. Les *dyades* se divisent transversalement, début de l'anaphase. $\times 1600$.
- FIG. 9. La *réduction chromatique* du noyau de l'œuf est opérée. Le premier *globule polaire* s'est divisé en 2 *globules polaires* secondaires (*gp*) (*gp'*). Le deuxième *globule polaire* (*gp''*) est indivis. Le *pronucléus femelle* (*pf*), présente encore une partie de son *aster* en train de disparaître. $\times 1600$.

PLANCHE II

MYRIOTHELA COCKSI (VIGURS)

- FIG. 10. L'œuf *mûr* commence sa sortie du gonopore. La pression exercée sur l'enveloppe fait éclater celle-ci à la partie supérieure. Les deux moitiés glissent sur les faces latérales de l'œuf. La partie centrale de l'œuf devient très finement granuleuse. Les *pseudocellules* forment une couronne périphérique. $\times 75$.
- FIG. 11. La sortie de l'œuf du gonopore est opérée. La partie inférieure pousse des évaginations dans le spadice. Les *spermatozoïdes* venant du gonopore mâle arrivent par la cavité gastrique dans l'endoderme du spadice qu'ils traversent, et se trouvent ainsi en contact avec les évaginations de l'œuf. Un des *spermatozoïdes* pénètre. $\times 75$.
- FIG. 12. Le *pronucléus mâle* (*pm*) a fait sa réaction et va à la rencontre du *pronucléus femelle* (*pf*), qui se produit vers le centre de l'œuf. Il y a dégénérescence active des *pseudocellules* en globules clairs, à grain chromatique central. $\times 75$.
- FIG. 13. La coupe précédente à un grossissement beaucoup plus fort. $\times 1600$.
- FIG. 14. La coupe de l'œuf est transversale et ne passe donc pas par le spadice. La fécondation est opérée et au centre on voit le premier fuseau de segmentation. $\times 75$.
- FIG. 15. Premier fuseau de segmentation de l'œuf à un grossissement beaucoup plus fort. *Centrioles*, *centrosphères* et *asters* sont bien visibles ; *chromosomes* en métaphase. Autour du fuseau bourgeonnement intense des globules vitellins. $\times 2500$.
- FIG. 16. Cellule centrale de *morule* au repos. Bourgeonnement autour des globules vitellins. $\times 1600$.
- FIG. 17. Autre cellule centrale de la même *morule*, présentant quatre noyaux. Les globules vitellins, nouvellement formés, sont concentrés autour des noyaux. $\times 1600$.

PLANCHE III

L'HERMAPHRODISME DE *MYRIOTHELA COCKSI* (Vigurs)

- FIG. 18. Très jeune gonophore hermaphrodite : (*spg*) *spermatogonies*, (*ovg*) *ovogonies*. $\times 75$.
- FIG. 19. Portion de coupe de gonophore adulte rempli d'*ovocytes* (*ovc*). De petites cellules basales endodermiques traversent la mésogée et deviennent des *spermatogonies* (*spg*). $\times 720$.
- FIG. 20. Portion de coupe de gonophore adulte rempli d'*ovocytes* (*ovc*). Les *spermatogonies* (*spg*) se multiplient activement par mitose et atteignent l'épithélium sous-ombrelle (*eso*). $\times 720$.
- FIG. 21. Gonophore femelle adulte, dont toute une moitié a été envahie par les *spermatogonies* en multiplication active. On voit encore dans cette moitié quelques *ovocytes* non dégénérés. Tout ce gonophore est appelé à devenir gonophore mâle. $\times 75$.
- FIG. 22. Portion de coupe de gonophore femelle adulte rempli d'*ovocytes* entourés par les *spermatocytes* (*spc*) qui les font dégénérer. L'envahissement se produit ici de la périphérie vers le centre du gonophore, alors qu'ordinairement l'envahissement se produit, du centre vers la périphérie. Les divers stades de dégénérescence des *ovocytes*. $\times 720$.
- FIG. 23. Coupe transversale de gonophore femelle adulte plein d'*ovocytes* égaux (*ovc*), sauf un (*ov*) plus grand qui donne l'œuf définitif.
- Au pôle opposé, traversée de la mésogée par de petites cellules basales endodermiques qui deviennent des *spermatogonies* (*spg*). $\times 75$.
- FIG. 24. Stade plus avancé du cas précédent. Le gonophore femelle adulte devient hermaphrodite fonctionnel. Une moitié est remplie par un œuf (*ov*) provenant de la fusion des *ovocytes* du côté droit du gonophore. La pression qu'il exerce a fait éclater la paroi du gonophore ; une partie de l'œuf fait hernie à l'extérieur. L'autre moitié est bourrée de *spermatozoïdes* (*spz*) mûrs. $\times 75$.
- FIG. 25. Stade définitif du cas précédent. L'œuf mûr (*ov*), sorti du gonophore, a occupé la partie médiane, tandis que la masse spermatique (*spz*) est venue entourer sa partie inférieure et remonte sur les côtés. $\times 75$.

PLANCHE IV

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

- FIG. 26. Gonophore femelle à œuf normal, contenant quatre générations d'œufs : une *actinule* (*act*), un *planule* (*pla*), un œuf en segmentation (*ovs*) et un œuf non mûr (*ov*). $\times 75$.
- FIG. 27. Œuf venant de faire sa maturation, a déchiré l'épithélium sous-ombrelle et tombe dans la cavité de l'ombrelle. $\times 75$.
- FIG. 28. Même œuf que précédemment, mais la coupe passe par le noyau (*n*). Le *massif germinal* est déjà reformé.
- FIG. 29 et 30. Dernière génération d'*ovogonies* ; stade *synapsis*. $\times 2500$.
- FIG. 31. Stade de préparation du noyau à la maturation. La membrane nucléaire a disparu et le *spireme* s'est découpé en *chromosomes*. Pas de *centrosome* ni d'*aster* visibles. 2 *spermatozoïdes* piqués sur l'épithélium sous-ombrelle, qui enveloppe l'œuf. $\times 1600$.
- FIG. 32 et 33. Formation du premier fuseau de maturation, à axe parallèle à la surface de l'œuf. *Centrioles*, *centrosphères* et *asters* très nets. Fuseau formé de nombreuses fibres en tonnelet. *Tétrades* sous forme de masses plus ou moins sphériques, à l'équateur du fuseau.
- FIG. 34. Fuseau de maturation tétracentrique. $\times 1600$.
- FIG. 35. *Pronucléus* mâle près de la périphérie de l'œuf, n'ayant pas effectué la rotation caractéristique de 180° . $\times 1600$.
- FIG. 36. *Pronucléus* mâle et *pronucléus* femelle rapprochés l'un de l'autre, au centre de l'œuf. $\times 1600$.
- FIG. 37. Premier fuseau de segmentation parallèle et très voisin de la surface. Les *asters* et les *centrosphères* sont bien développés mais les *centrioles* ne se distinguent pas. La surface de l'œuf s'est enfoncée à ce niveau en un sillon, indice de la première segmentation cytoplasmique. $\times 1600$.
- FIG. 38. Pseudocellule dans œuf complètement développé. Elle constitue un élément bien vivant, puisque son appareil centrosomien est bien développé. $\times 2500$.

PLANCHE V

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

- FIG. 39. Noyau normal de l'œuf se préparant à la maturation. La *chromatine* et la *linine* s'agencent en un filament qui constitue le *spireme*. Cette différenciation se produit à la partie du pôle voisin de la surface de l'œuf. $\times 1040$.
- FIG. 40 et 41. Les deux coupes successives de la deuxième mitose de maturation du noyau normal de l'œuf. Le pôle périphérique du fuseau est toujours *irrégu* et son *aster* et son *centriole* ont disparu. Par contre (fig. 41) l'*aster* est bien développé et le *centriole* double, comme si une troisième mitose de maturation allait avoir lieu. Les *chromosomes* sur la *plaque équatoriale*, à l'état de *dyades*, présentent l'étrangement transversal qui deviendra leur plan de section à l'*anaphase*. Un des *chromosomes* est en dehors du fuseau. Le premier *globule polaire* est déjà divisé en 2 *globules polaires* secondaires. $\times 1040$.
- FIG. 42 et 43. Les deux coupes successives d'une première mitose de maturation de noyau périphérique. *Asters* et *centrosomes* bien développés, mais le fuseau n'est pas net. Tous les *chromosomes* *agglutinés* forment une masse de forme très irrégulière. $\times 1040$.

- FIG. 44 et 45. Les deux coupes successives, d'une mitose de maturation de noyau interne. Chaque coupe représente un pôle différent, avec le *centriole* correspondant, mais pas d'*aster*. *Chromosomes agglutinés* en une masse de forme irrégulière. $\times 1040$.
- FIG. 46 et 47. Les deux coupes successives, d'une deuxième mitose de maturation de noyau périphérique de l'œuf. *Asters* et *centrioles* bien développés. Fuseau incomplet coupé obliquement. Certains *chromosomes* paraissent distincts, d'autres *agglutinés* en masses plus ou moins volumineuses. Premier *globule polaire* expulsé, non encore divisé. $\times 1040$.
- FIG. 48, 49, 50. Les 3 coupes successives d'une deuxième mitose de maturation de noyau périphérique, qui font d'ailleurs suite immédiatement aux deux coupes précédentes. *Asters* et *centrioles* bien développés. Fuseau incomplet coupé obliquement. Aucun *chromosome* distinct, ils sont *agglutinés* en masses plus ou moins volumineuses. Premier *globule polaire* expulsé, non encore divisé. $\times 1040$.

PLANCHE VI

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

- Les FIGURES 51 à 57 représentent les coupes successives, dans la même région, de l'œuf représenté en entier dans le texte (fig. 54).
- FIG. 51. Quatre *pronuclei* femelles provenant de *pseudocellules* en train de se fusionner deux à deux.
- FIG. 52. Expulsion d'un *globule polaire* par *amitose*. Son cytoplasme est réduit à la mince écorce plus sombre, qui l'enveloppe. Sa *chromatine* concentrée en une masse homogène centrale est encore réunie, par un mince filament, à un grain chromatique aplati dans le cytoplasme de l'œuf. $\times 1040$.
- FIG. 53 et 54. Expulsion d'un *globule polaire* par *amitose*, d'un autre noyau, un peu moins avancée que la précédente. La masse chromatique centrale est moins volumineuse, tandis que la partie rétrécie d'union est beaucoup plus épaisse, se prolongeant dans le *pronucleus* en un pinceau de fins filaments. $\times 1040$.
- FIG. 55 et 56. Un autre *pronucleus* femelle provenant de la fusion de plusieurs *pseudocellules*. Le *globule polaire* formé par *amitose* et expulsé, s'allonge et commence à étrangler son cytoplasme et sa *chromatine* pour se diviser en deux *globules polaires* secondaires, inégaux, formés aussi par *amitose*. $\times 1040$.
- FIG. 57. Un autre *globule polaire* formé par *amitose* et expulsé, à un stade de division plus avancé. La *chromatine* est concentrée en 2 boules inégales en *haltères*, réunies par une partie rétrécie. L'étranglement extérieur du cytoplasme s'approfondit. $\times 1040$.
- FIG. 58. *Pronucleus* femelle périphérique polyénergide. Pas de réseau de *linine* visible. La *chromatine*, très rare, concentrée en quelques globules homogènes, de différentes tailles, ou en granulations très fines $\times 1040$.
- FIG. 59. *Spermatozoïde* ayant pénétré à la périphérie de l'œuf. Sa queue est restée à l'extérieur. Sa tête constituée par la *chromatine* du noyau en *pycnose* n'est pas modifiée. L'appareil centrosomien a un *centriole* bien coloré et des irradiations extérieures très nombreuses et très longues. Il fait la rotation classique de 180° , pour orienter son *centrosome* vers le centre de l'œuf. $\times 1040$.

PLANCHE VII

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.,

- FIG. 60, 61, 62, 63. Coupes successives d'un *pronucleus* mâle polyénergide formé par un faisceau de *spermatozoïdes*, dont la fusion n'est pas encore opérée. On remarque très bien les membranes de séparation. Chaque *spermatozoïde* transformé en *pronucleus* mâle possède extérieurement son *spermocentre*, sur lequel on reconnaît rarement le *centriole* (fig. 63). Ce faisceau se compose de six *pronuclei* mâles avec six *spermocentres*. [Le *pronucleus* mâle polyénergide qui en résulte sera formé par six *spermatozoïdes*. Dans les alvéoles du cytoplasme de nombreuses *pseudocellules* la plupart en *pycnose*. $\times 1040$.
- FIG. 64. Mitose de segmentation *multipolaire* d'un œuf secondaire. Les *chromosomes* nombreux, mais bien séparés paraissent avoir la forme d'un V très ouvert. $\times 2500$.
- FIG. 65. Mitose de segmentation *multipolaire* d'un œuf secondaire. Les *chromosomes* en nombre très grand, mais séparés, ont une forme allongée en olive. $\times 2500$.
- FIG. 66. Mitose de segmentation *multipolaire* d'un œuf secondaire. Les *chromosomes* très nombreux sont sphériques, ils sont encore distincts, mais accolés les uns aux autres en une seule masse. $\times 2500$.
- FIG. 67. Mitose de segmentation *multipolaire* d'un œuf secondaire. Il n'y a plus de *chromosomes* à forme déterminée. La *chromatine* est fragmentée en petits blocs de taille très différente. $\times 2500$.

PLANCHE VIII

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

Les FIGURES de la planche VIII représentent les coupes (une coupe sur deux seulement a été dessinée) d'une même *amphimixie* de *polykaryon* mâle et de *polykaryon* femelle. Le *polykaryon* femelle, le plus grand, présente encore des traces de cloison (fig. 70 à 73). La *chromatine* est concentrée en 4 ou 5 globules de différente taille, sans réseau de *linine*. Le *pronucleus* mâle est très chromatique; son réseau de *linine*, formé d'un lien de filaments portant les grains chromatiques placés bout à bout. Autour des *polykaryons*, une calotte de cytoplasme condensé avec grains basophiles et douze *asters* qui proviennent du dédoublement des six *spermocentres* du *polykaryon* mâle. Le *polykaryon* femelle a dû être formé par la fusion de six *pronuclei* femelles monoénergides, comme le *polykaryon* mâle a été formé par six *spermatozoïdes*. $\times 1040$.

PLANCHE IX

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

Les FIGURES de la planche 9 représentent les coupes (une sur deux seulement a été dessinée) de la partie centrale d'un œuf représenté en entier dans la figure VII du texte.

Les FIGURES 74 à 77 représentent un *polykaryon* mâle et un *polykaryon* femelle, probablement de même valeur chromatique et qui vont s'appliquer l'un contre l'autre pour opérer une *amphimixie*.

Les FIGURES 78 à 82 représentent une deuxième fécondation dans laquelle le *polykaryon* femelle a opéré sa fusion presque entièrement, tandis que le *polykaryon* mâle n'est pas encore formé; les *spermatozoïdes* se sont vacuolisés pour former des *pronuclei* sans *aster* développé; ces *pronuclei* se sont rapprochés, mais leur fusion n'a pas encore eu lieu. Il semble y avoir quelques fusions partielles. $\times 1040$.

PLANCHE X

TUBULARIA MESEMBRYANTHEMUM Allm.

FIG. 83. *Oocyte* I avant le *grand accroissement*, avec sa vésicule germinative et sa tache germinative. $\times 2500$.

FIG. 84. *Pseudocellule* en *pycnose*. $\times 2500$.

FIG. 85. Quatre *pseudocellules* en *pycnose* se fusionnant. $\times 2500$.

FIG. 86, 87, 88. Stades un peu plus avancés de cette fusion. Chaque *pseudocellule* est encore reconnaissable, sa partie centrale seule formant une sphère chromatique. $\times 2500$.

FIG. 89 et 90. Deux stades de *pseudocellule* en *pycnose* dont la *chromatine* s'est entièrement fragmentée en blocs disséminés sur le réseau de *linine* qui se reforme. $\times 2500$.

FIG. 91. *Pronucleus* femelle formé par la fusion de plusieurs *pseudocellules* ayant fait leur réduction chromatique.

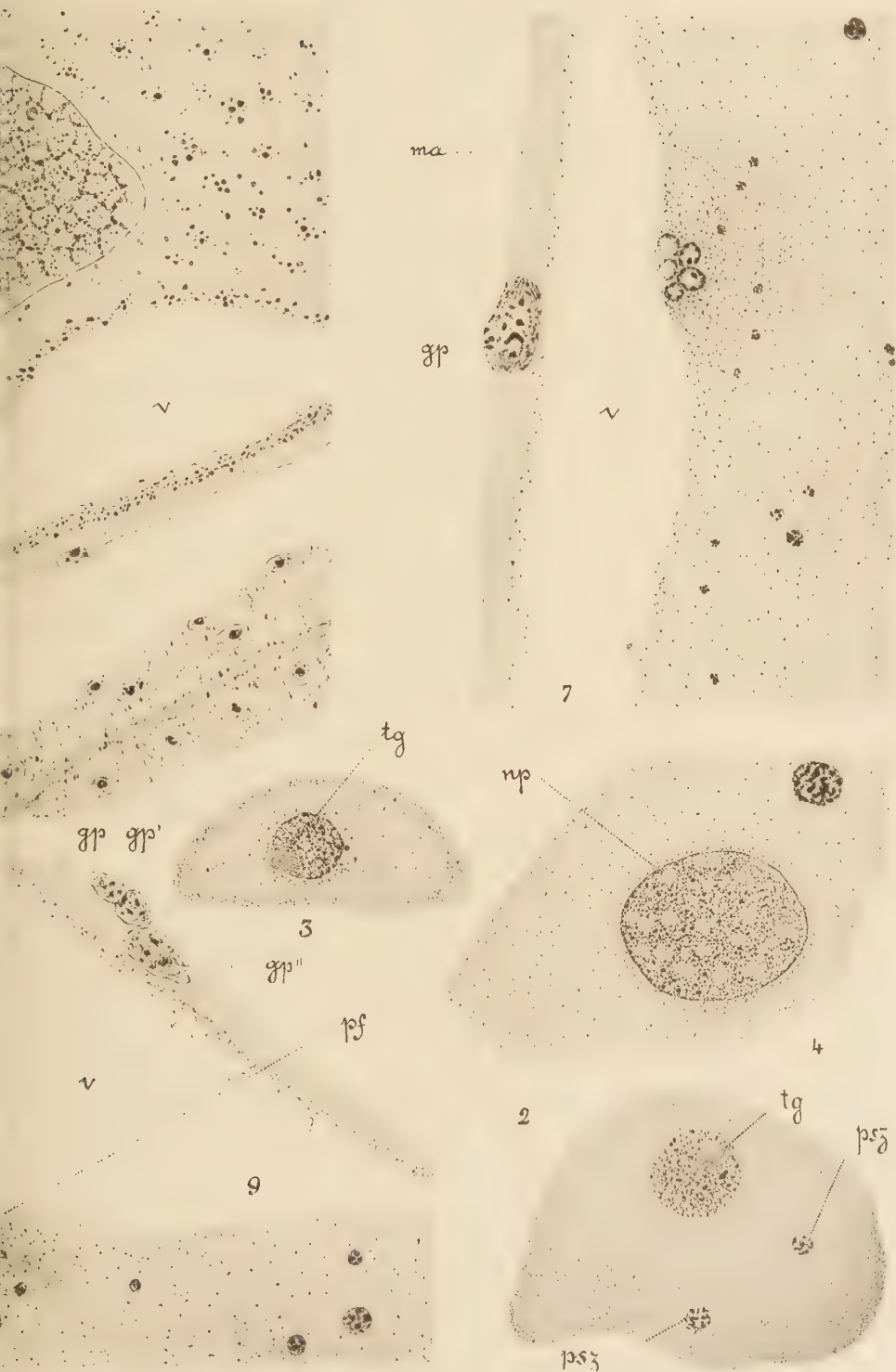
FIG. 92, 93, 94, 95, 96. Divers stades de transformation d'une *pseudocellule* en sphérules à grain chromatique central, qui donnent le *centriole* et la *centrosphère* des *asters* accessoires. $\times 2500$.

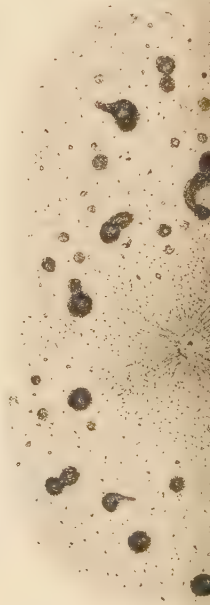
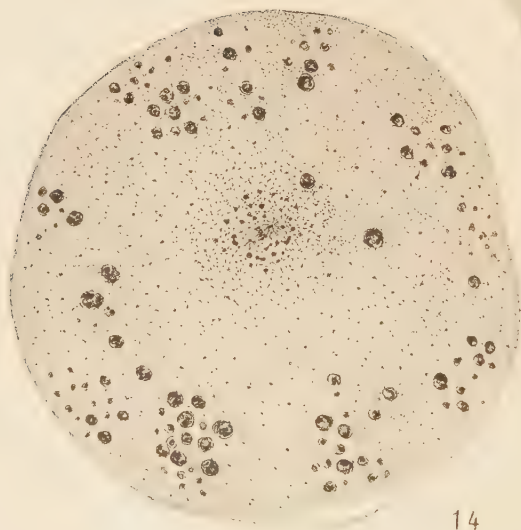
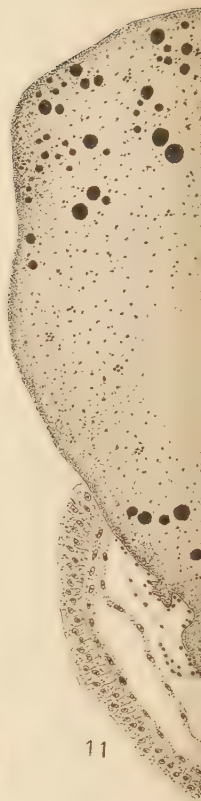
FIG. 97 et 98. *Pseudocellules* n'ayant pas dégénéré qui deviennent noyaux de l'œuf.

FIG. 99. Groupe de *pseudocellules*, dans lequel l'une d'elles prend l'aspect du noyau d'une cellule de l'embryon très jeune. $\times 2500$.

FIG. 101, 102, 103. Diverses autres transformations de *pseudocellules* avant leur disparition complète. $\times 2500$.

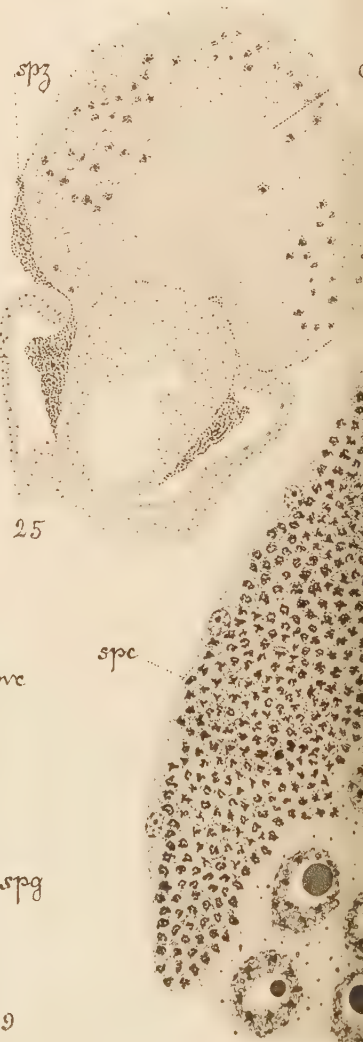
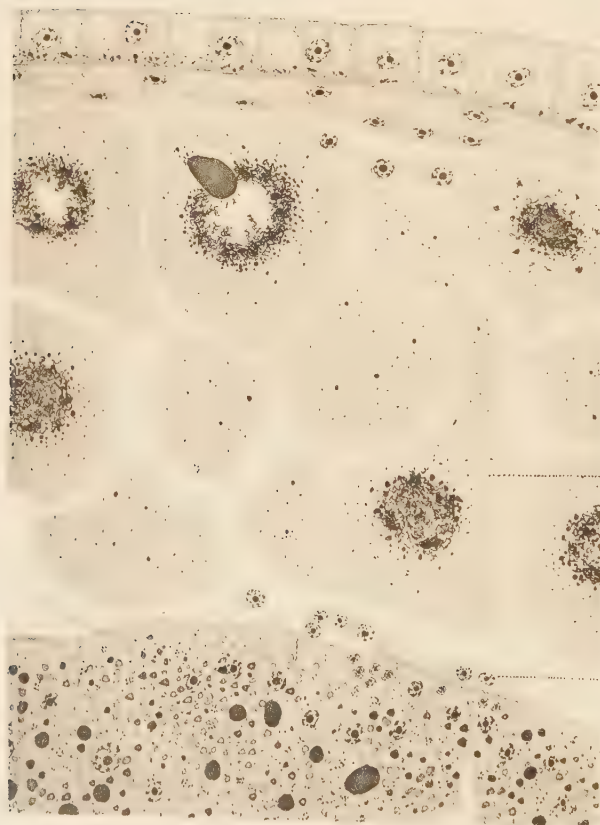
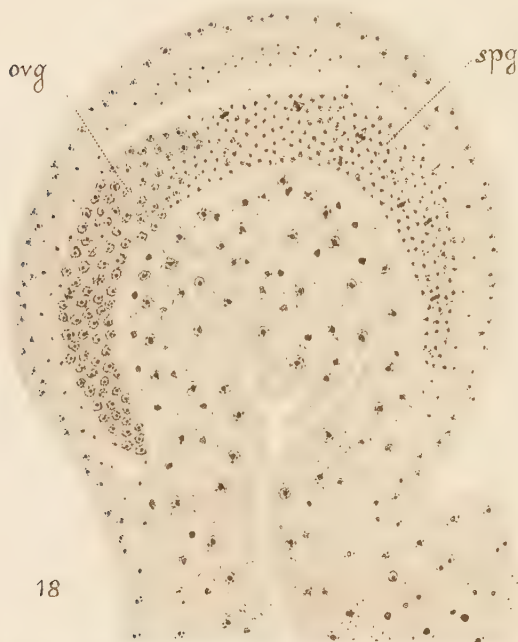




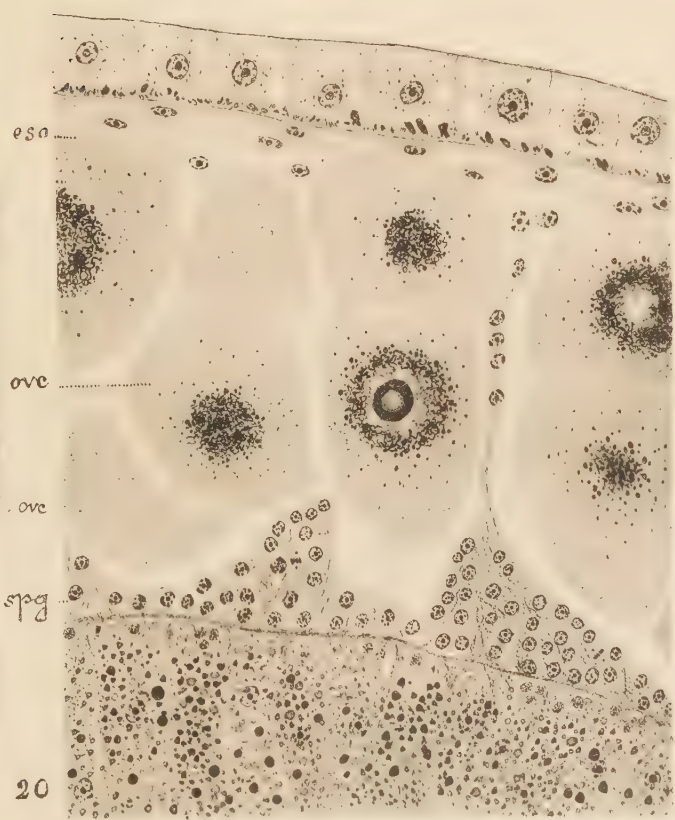
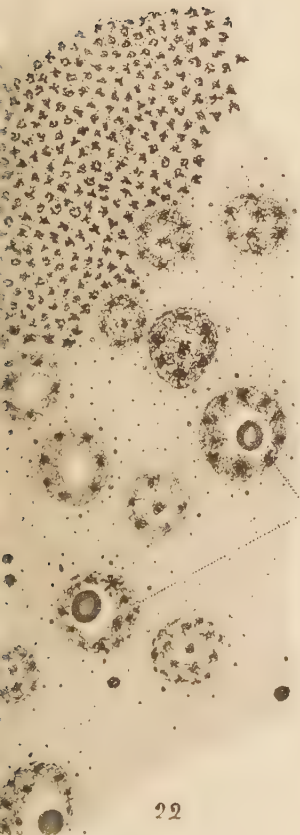
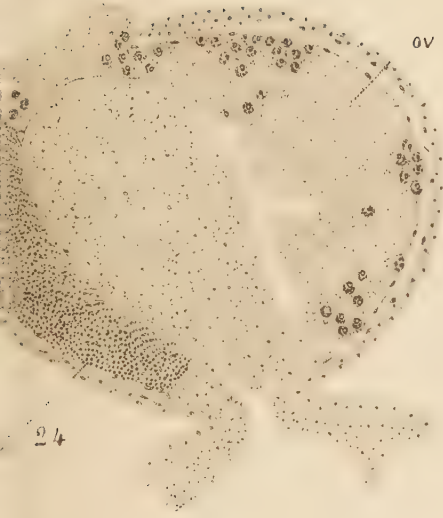


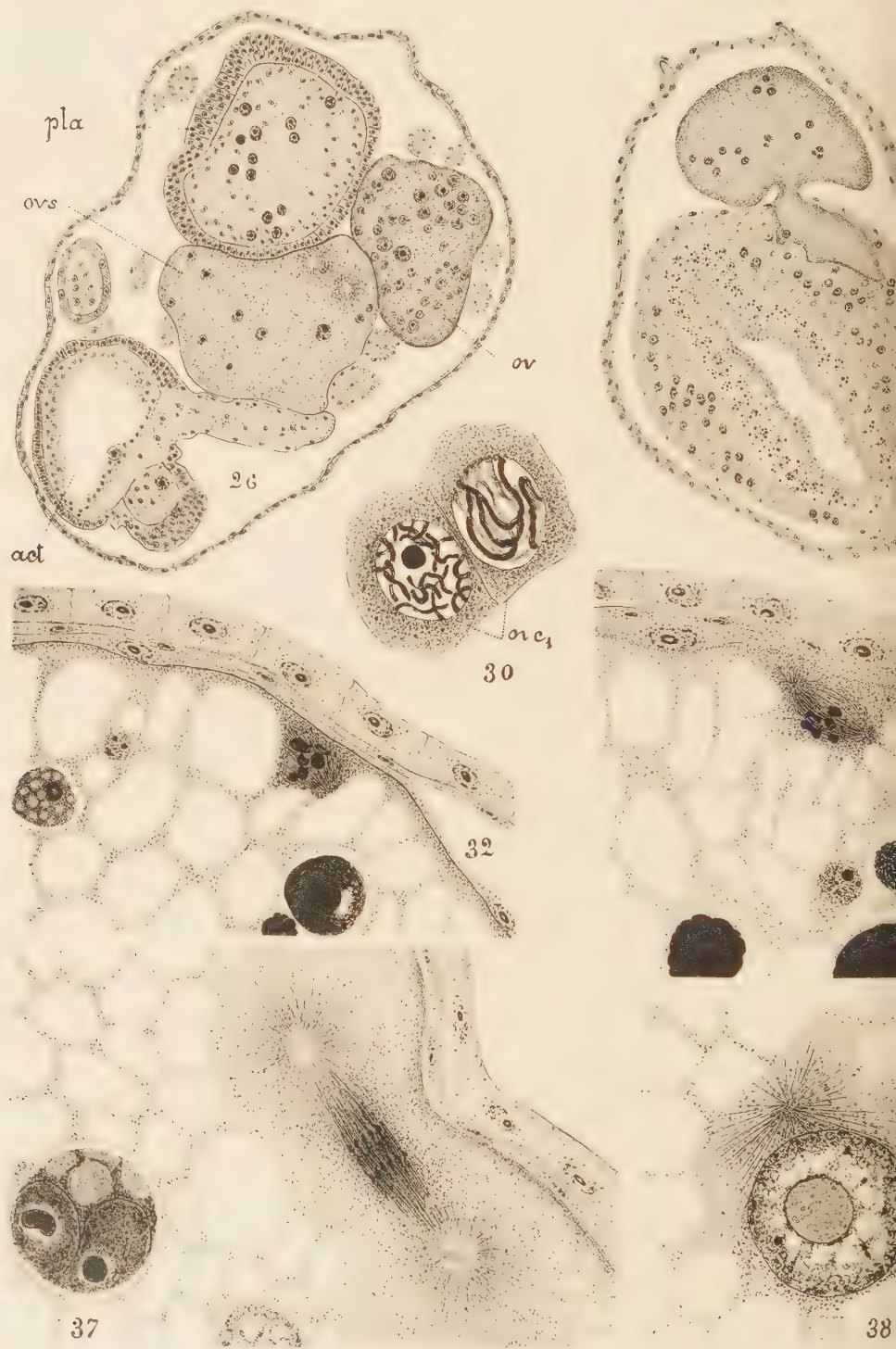


Hélio Catala frères, Paris.

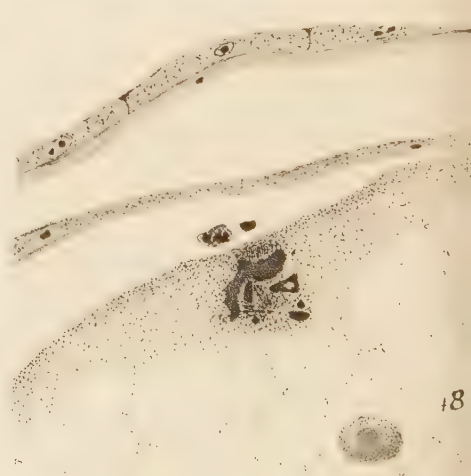
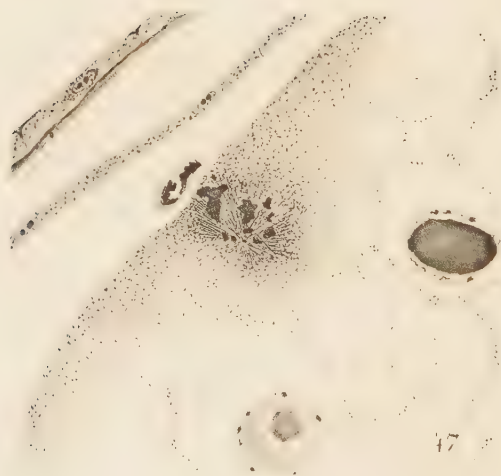
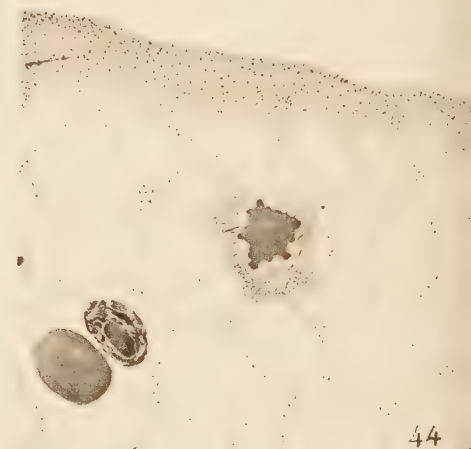
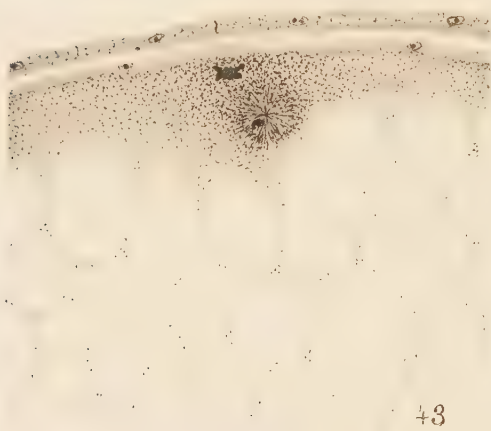
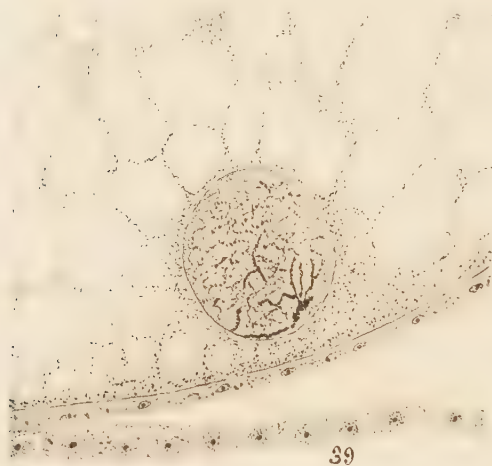


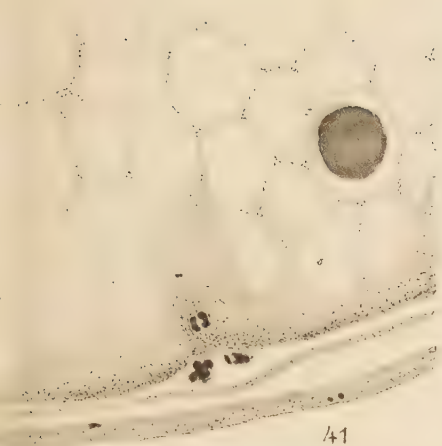
Benoit del.







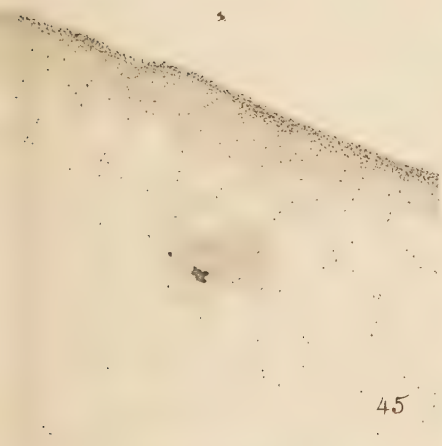




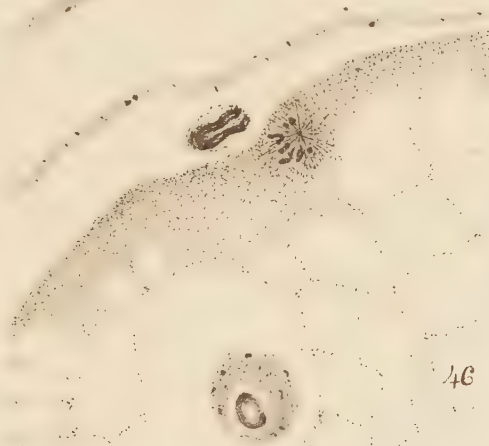
41



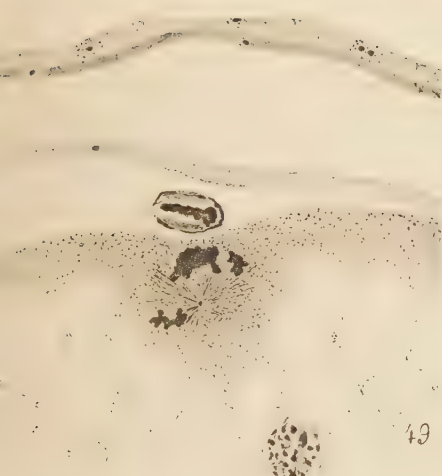
42



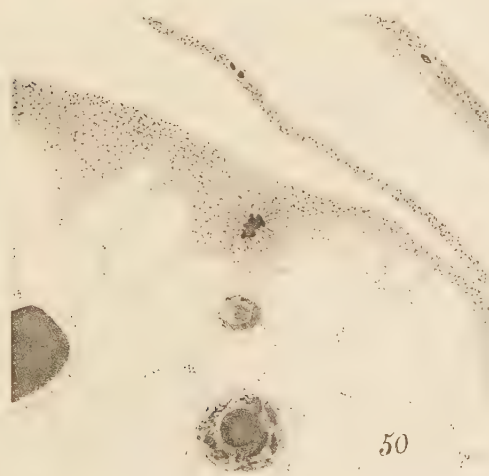
45



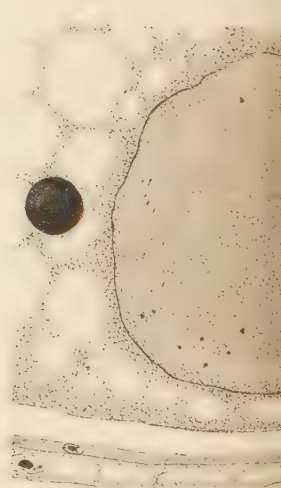
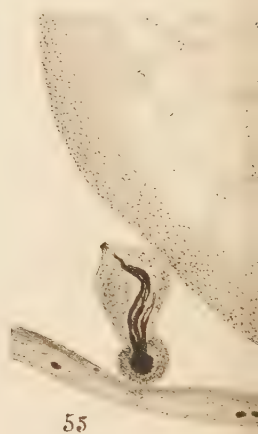
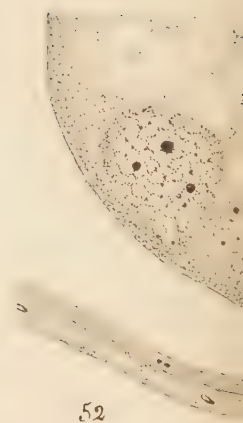
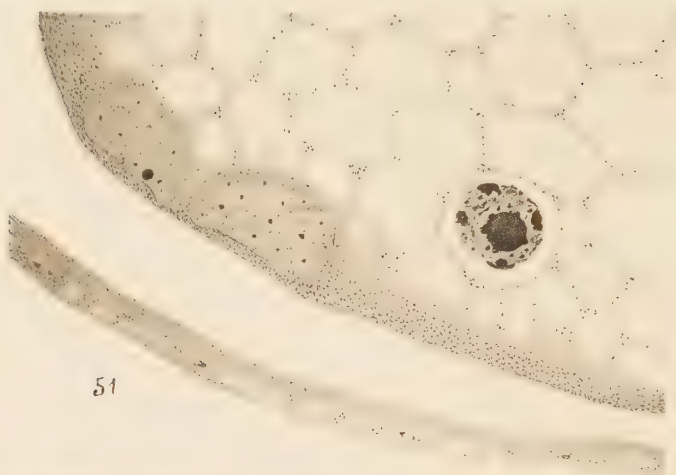
46

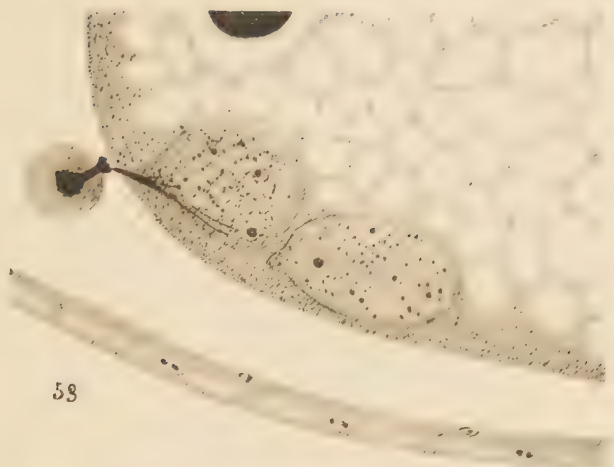
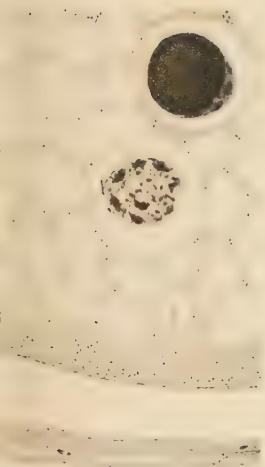


49

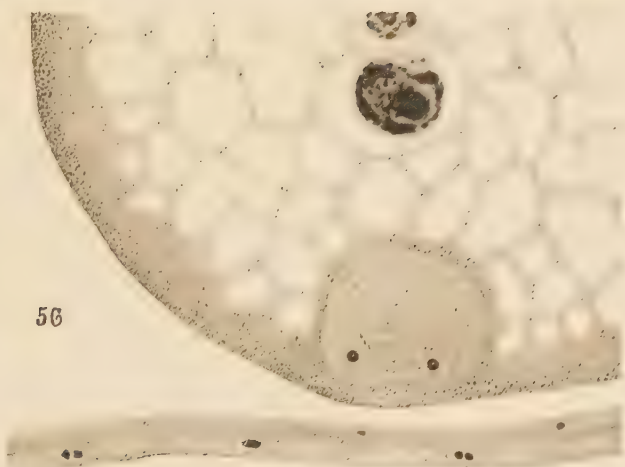


50

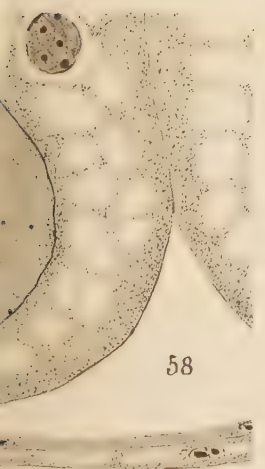




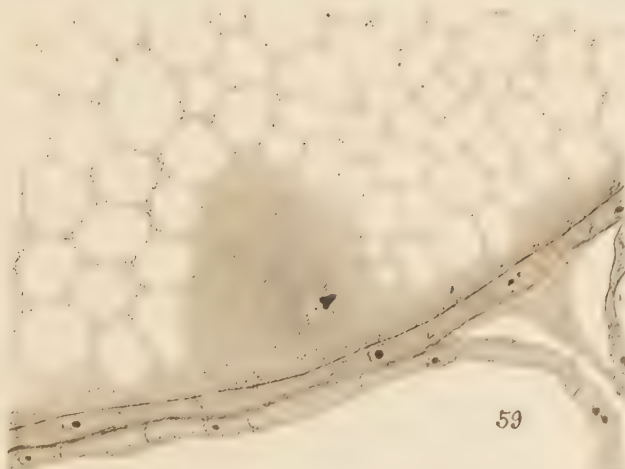
58



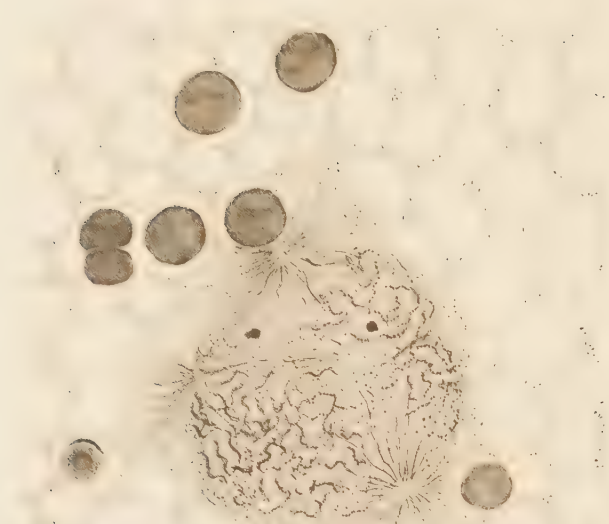
56



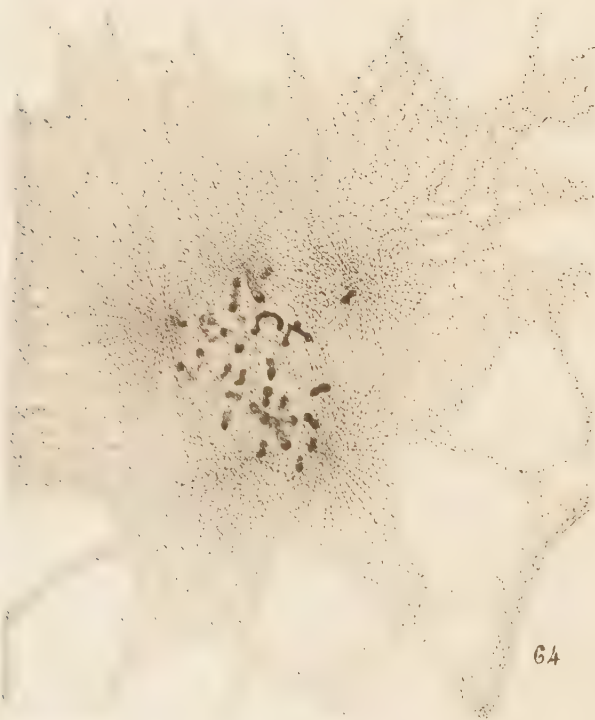
58



59

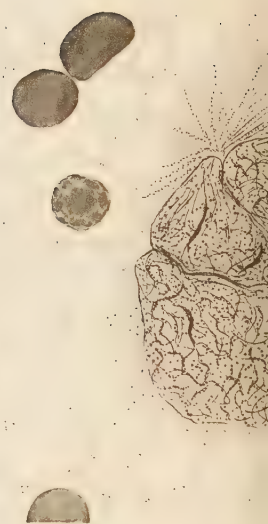


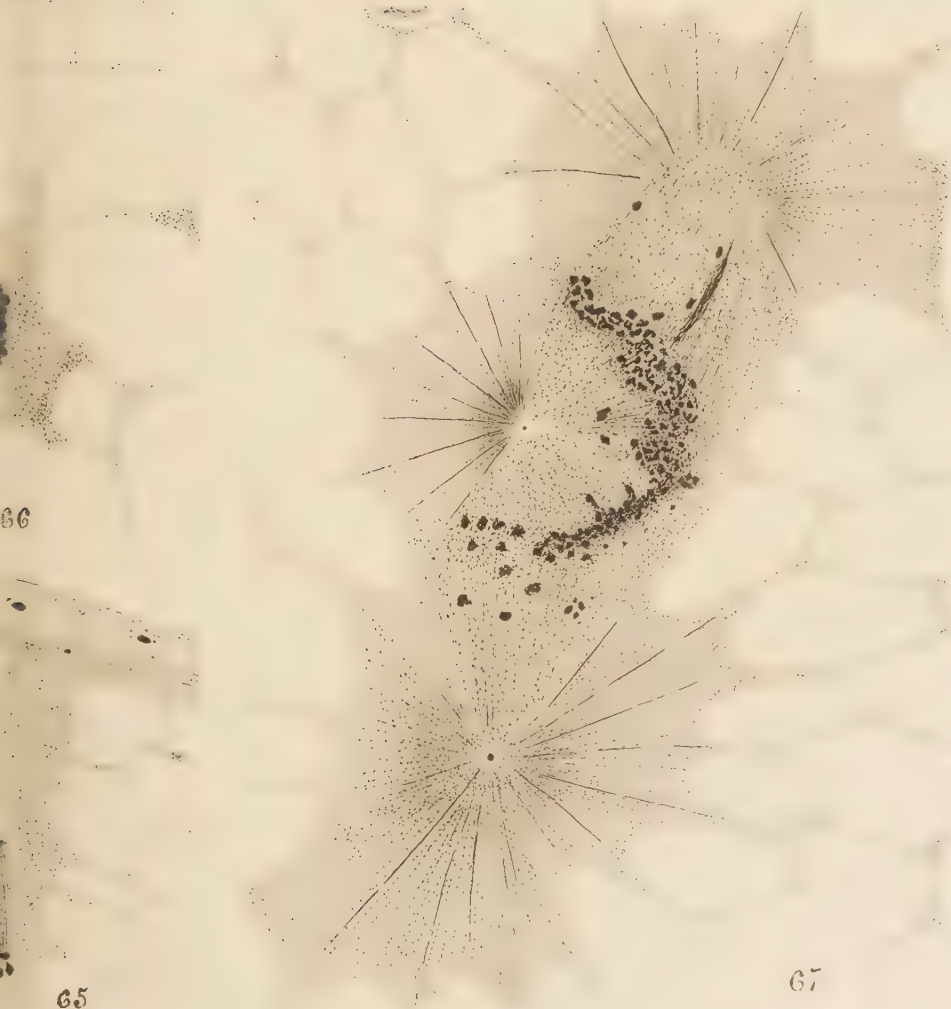
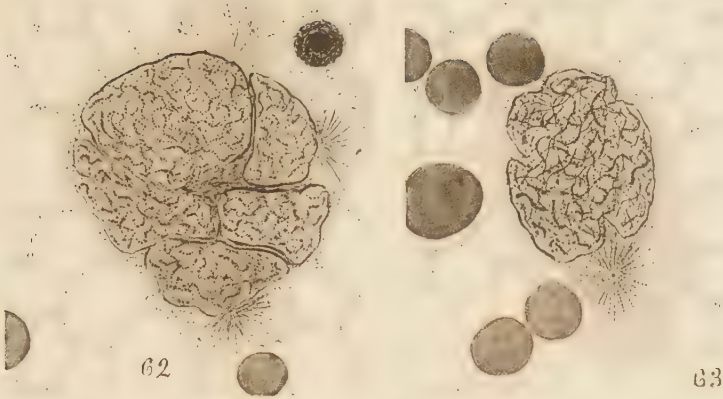
60

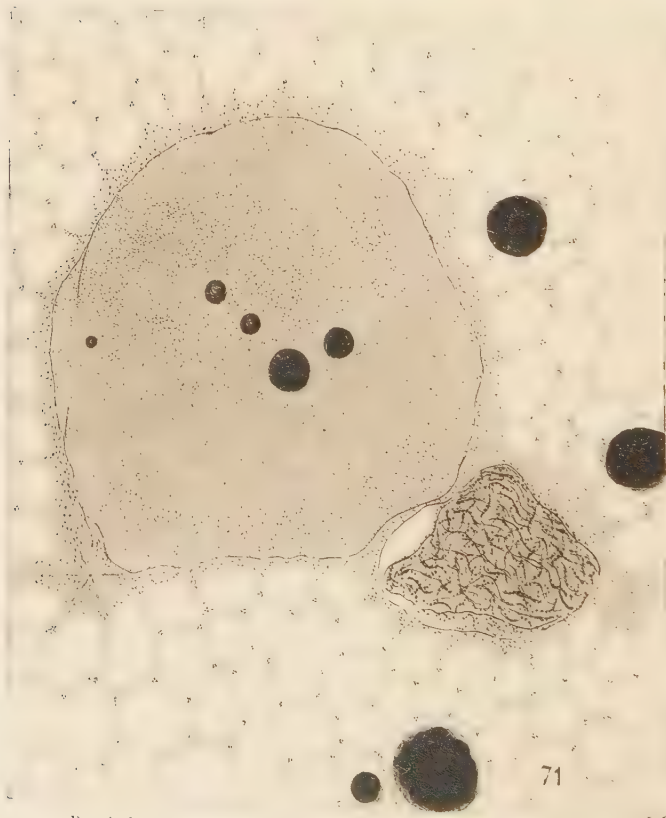


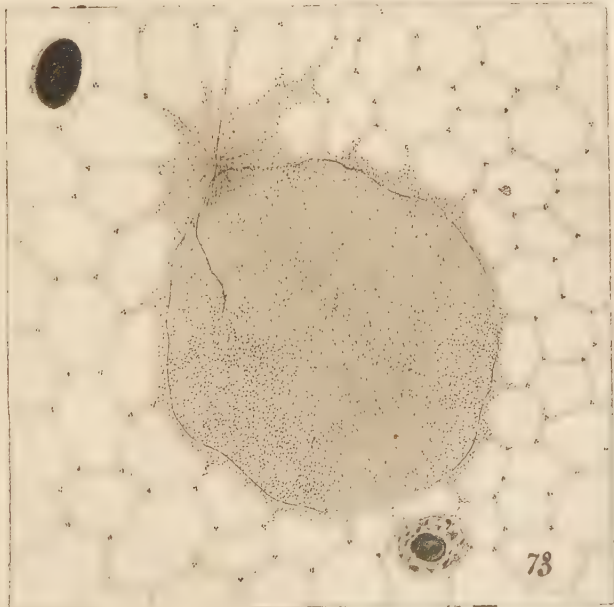
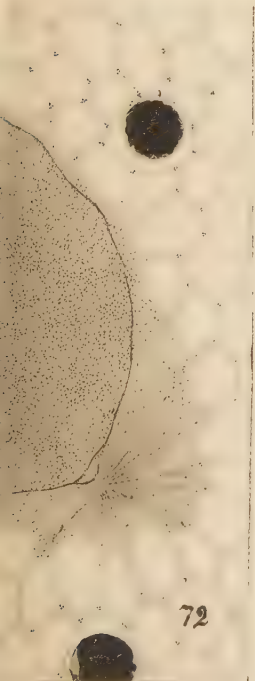
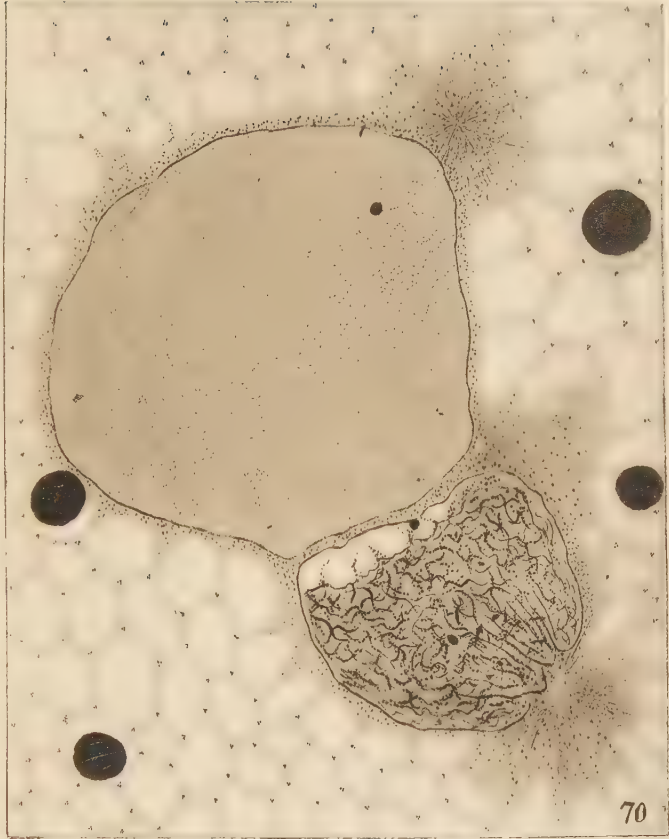
64

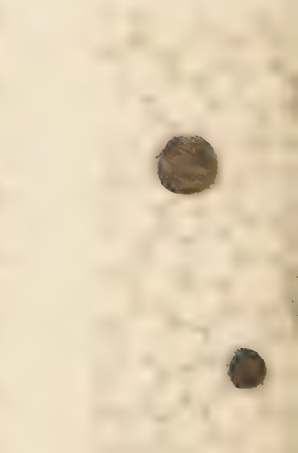
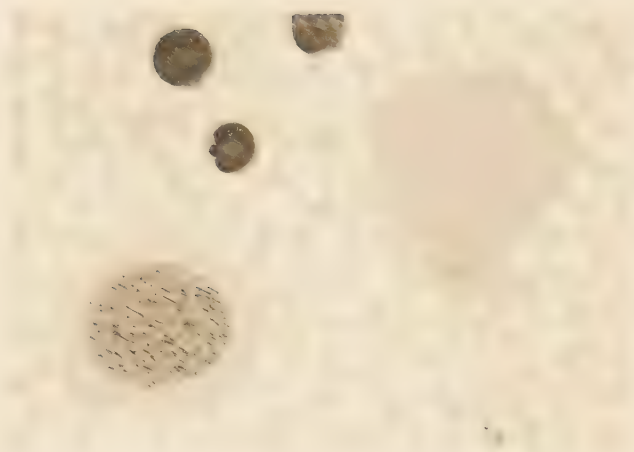
Penoit del.

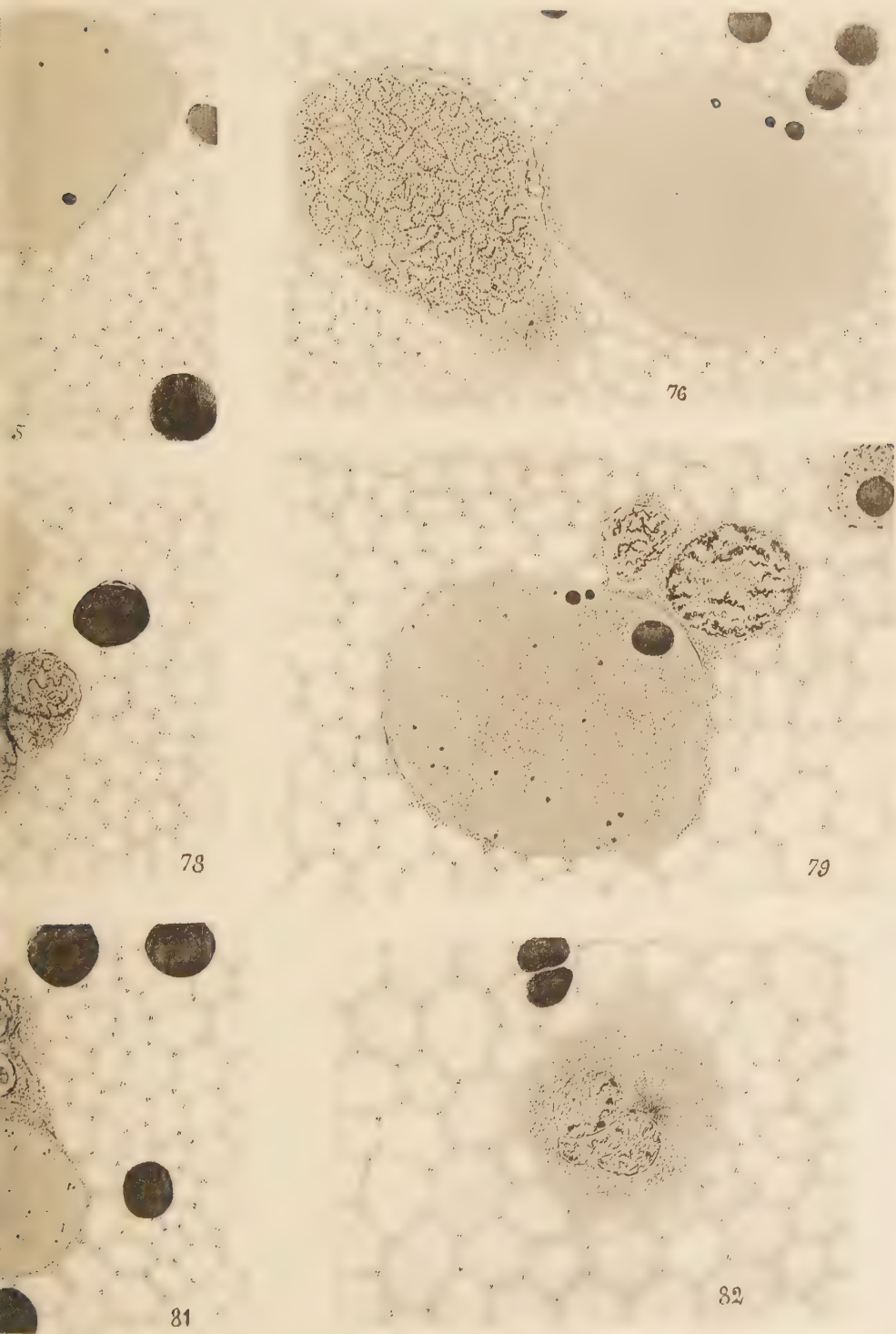


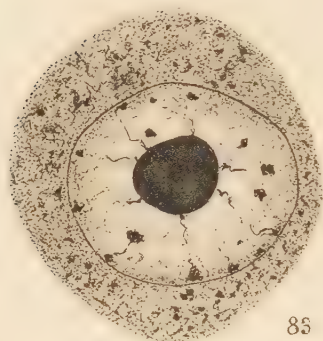








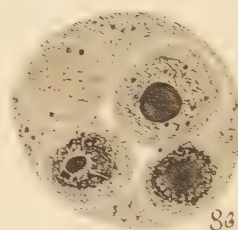




85



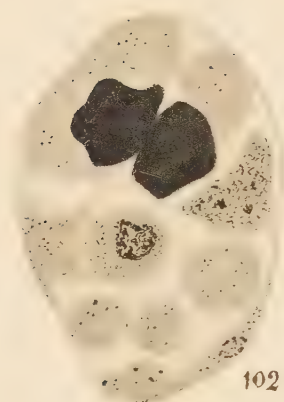
84



86



89



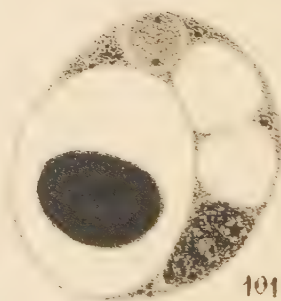
102



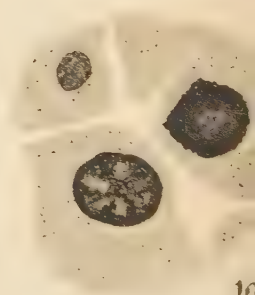
85



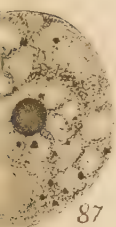
100



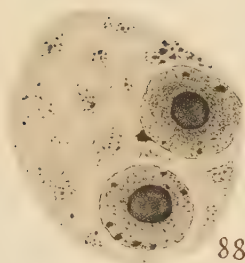
101



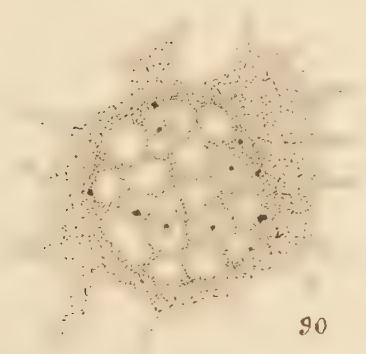
103



87



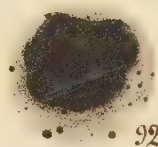
88



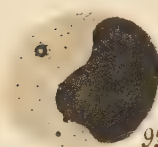
90



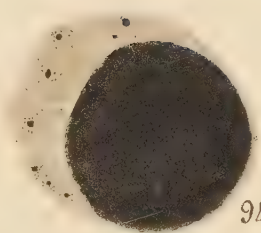
91



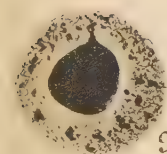
92



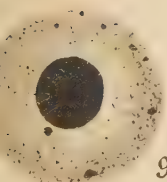
93



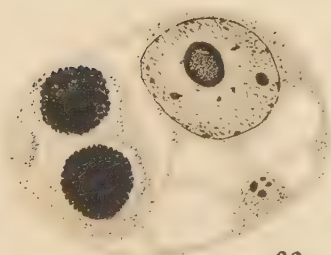
94



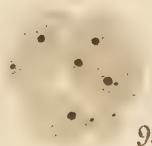
97



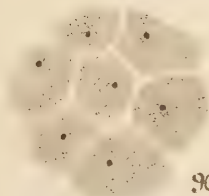
98



99



95



96

Hélio Catala frères, Paris

